

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Das Werk bzw. der Inhalt darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

15. Juli 1996

z 945-1

66b

BERICHTE

aus dem

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

VERÄNDERUNGEN DER UMWELT - DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK



Nr. 64

**Saisonale Entwicklung des Mesozooplanktons
und die Auswirkung auf den vertikalen
Partikelfluß am Kontinentalhang der Barentssee**

UTE ZELLER



Nr. 64

**Saisonale Entwicklung des Mesozooplanktons und die
Auswirkung auf den vertikalen Partikelfluß am
Kontinentalhang der Barentssee**

Ute Zeller

Zusammenfassung	i
Abstract	iii
1. Einleitung	1
2. Geographische Lage und Hydrographie des Untersuchungsgebietes im Überblick	5
3. Material und Methoden	8
3.1 In situ-Aufnahmen	8
3.1.1 Parameter aus der Wassersäule	9
3.1.2 Bestandsaufnahme des Mesozooplanktons	10
3.1.3 Aufarbeitung der Ringnetzproben	11
3.1.4 Bestimmung des Gesamtlipidgehalts	11
3.1.5 Kohlenstoffmessungen	13
3.2 Experimenteller Teil	14
3.2.1 Respirations- und Exkretionsmessungen	14
- in Abhängigkeit vom Futterangebot	14
- in Abhängigkeit von der Versuchsdauer	15
3.3 Kurzzeitverankerung	16
4. Ergebnisse	18
4.1 Wassersäulenparameter	18
4.2 Artenzusammensetzung und Saisonalverteilung des Mesozooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang	22
4.2.1 Zusammensetzung	22
4.2.2 Saisonalverteilung	26
4.3 Trockengewicht- und Kohlenstoffmessungen	32
4.4 Gesamtlipidgehalt unter besonderer Berücksichtigung der calanoiden Copepoden	38
4.5 Respirations- und Exkretionsexperimente	42
4.6 Ergebnisse der Kurzzeitverankerung	45
4.6.1 Anteil der Kotballensedimentation am Partikelfluß	47
5. Diskussion	56
5.1 Der Einfluß unterschiedlicher Wassermassen auf die Zusammensetzung und Verteilung des Zooplanktons	56
5.2 Pelagische Prozesse und ihre Auswirkung auf den Partikelfluß in der saisonal durchmischten Schicht	58
5.2.1 Spätwinter (Februar bis März)	58
5.2.2 Frühjahr (Mai)	61
5.2.3 Spätsommer (Juli)	63

5.3	Interpretation der Experimente und deren Bedeutung für die Felduntersuchung	67
5.4	Problematik der Verwendung von Sinkstofffallen und Ergebnisse der Kurzzeitverankerung am Barentssee-Kontinentalhang	70
5.5	Die Bedeutung von Kotballen für den Partikelfluß	72
6.	Abschließende Betrachtung und Ausblick	82
7.	Literaturverzeichnis	84
8.	Anhang	96

Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit ist es, die qualitative und quantitative Zusammensetzung des Mesozooplanktons und seine Vertikalverteilung im Jahresgang zu erfassen. Gleichzeitig sollte damit der Einfluß des Zooplanktons auf den vertikalen Partikelfluß untersucht werden. Diese Arbeiten wurden durch Laborexperimente zur Ermittlung der Respirations- und Exkretionsraten von calanoiden Copepoden unter vorgegebenen Nahrungsbedingungen ergänzt.

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Region des Barentssee-Kontinentalhangs bei 75°N, zwischen 10°E und 15°E. Hier fanden insgesamt vier Expeditionen im Winter (März), Frühjahr (Mai) und Sommer (Juli) 1991 sowie im Winter (September/Oktober) 1993 statt. Auf jeder Expedition wurden zwischen drei und fünf Stationen angelaufen, an denen Netzbeprobungen durchgeführt und begleitende Grundparameter (Nitrat, Nitrit, Phosphat, Ammoniak und Silikat) gemessen wurden. Zur Zusammensetzung und Vertikalverteilung des Mesozooplanktons wurden Multinetzfänge in den Tiefenstufen von 0-100 m, 100-200 m, 200-300 m, 300-500 m und 500-1000 m durchgeführt. Für biochemische Untersuchungen (Lipide, Kohlenstoff und Trockengewicht) wurden mit Hilfe eines Ringnetzes Proben aus den Tiefenintervallen 0-500 m und 0-1000 m gewonnen.

Zur Verifizierung und Quantifizierung des Partikelflusses und des lateralen Einflusses am Barentssee-Schelf, wurde eine Verankerungsstudie mit wöchentlichen Sammelintervallen in einer Gesamtwassertiefe von 2050 m mit Sinkstoffallen in 610 m, 1840 m und 1950 m zwischen März und Juli 1991 durchgeführt.

Die Zooplanktonfauna setzte sich in erster Linie aus Copepoden zusammen. Mit einem permanenten Anteil von über 80% am gesamten Zooplankton dominierte die Art *Calanus finmarchicus*. Die Zooplanktonzusammensetzung war während der verschiedenen Jahreszeiten an allen Stationen sehr ähnlich. Eine Ausnahme stellen die Appendicularien dar. Diese Gruppe wurde nur während der Sommerausfahrt gefunden; mit einer ansteigenden Abundanz vom offenen Meer zum Schelf, wo sie ihr Maximum mit 60 Ind m⁻³ erreichten.

Hohe Biomassewerte, bezogen auf den Kohlenstoffgehalt, wurden für die Art *C. finmarchicus* im Winter und Sommer gemessen. Der prozentuale Anteil am gesamten Mesozooplankton-Kohlenstoff betrug 60%. Im Frühjahr gewannen besonders die Art *C. hyperboreus* und die Gruppe der Chaetognathen an Bedeutung. Die höchste Zooplanktonabundanz und -biomasse wurde im Frühjahr gefunden.

Die Vertikalverteilung von *C. finmarchicus* zeichnete sich im Winter durch eine Überwinterungspopulation unterhalb 300 m Wassertiefe und geringe Individuenzahlen nahe der Oberfläche aus. Vom Frühjahr bis zum Sommer wurden junge Entwicklungsstadien (CI-CIV) angetroffen, die auf eine zweite Generation während des Sommers hinweisen.

Ein deutlicher Verbrauch der Lipidreserven bei *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* wurde erst im Frühjahr gemessen. Die durchgeführten Untersuchungen zeigen, daß dieser Verbrauch zwischen

den Monaten März und Mai der Häutung, Gonadenreife und Eiproduktion diene. Erst vor der Überwinterungspause im Spätsommer wurden wieder verstärkt Lipidreserven aufgebaut, deren Konzentrationen nahe den Werten lagen, die Anfang des Jahres im Spätwinter (März) gemessen wurden. Dies legt die Vermutung nahe, daß diese beiden Arten während der Überwinterungspause einen stark herabgesetzten Metabolismus besitzen und folglich der Verbrauch an Lipidreserven sehr gering ist.

Die an *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* durchgeführten Respirations- und Exkretionsexperimente zeigen eine enge Abhängigkeit zwischen Nahrungsmenge und Metabolismus. Es konnte weiterhin festgestellt werden, daß die verbrauchte Energie im Frühjahr und Sommer durch einen proteinabbauenden Metabolismus geliefert wurde.

Im Material der Sedimentfallen konnten vier unterschiedliche Kotballentypen identifiziert und ihren Produzenten (*Appendicularia*, *Ostracoda*, *Euphausiacea* und *Copepoda*) zugeordnet werden. Ein Abbild der Zooplanktonsaisonalität der biologisch aktiven Produktionsschicht ist durch ein Maximum der Kotballensedimentation im Juni wiederzuerkennen. Die quantitative Auswertung des Fallennmaterials sowie Kohlenstoffmessungen an den Kotballen haben gezeigt, daß der größte Teil der Kotballensedimente von Appendicularien und Ostracoden stammen, wobei die Kotballen insgesamt mit 10 bis 40% zum gesamten Kohlenstofffluß beitragen. Es wurde weiterhin ein deutlicher Anstieg des Kotballenkohlenstoffanteils mit zunehmender Tiefe der Sinkstoffallen beobachtet. Dieser Anstieg beruht möglicherweise auf resuspendiertem Material, welches vom Barentssee-Schelf hangabwärts transportiert wurde.

Die Ergebnisse zeigen, daß das pelagische Regime am Barentssee-Kontinentalhang zeitweilig durch das herbivore Zooplankton gesteuert wird. Das zeitliche Aufeinandertreffen des aufsteigenden Zooplanktons mit dem Beginn des Phytoplanktonwachstums verhindert die vielerorts typische Akkumulation von Phytoplanktonbiomasse während des Frühjahrswachstums.

Abstract

The objective of the investigation was to study and characterise zooplankton seasonality with special emphasis on their metabolism. A further aim was to relate zooplankton seasonality to the vertical flux of produced faecal pellets at the Barents Sea continental slope where lateral source play a prominent role in transporting organic and inorganic materials.

The area of investigation was located in the northern NE Atlantic at the Barents Sea continental slope at 75°N between 10°E and 15°E. This area is influenced by Atlantic water from the northward flowing Norwegian Atlantic current with a branch into the Barents Sea, and by polar water which comes out of the Barents Sea via the East Spitzbergen current. Investigations were carried out in March (winter), May (spring) and July (summer) of 1991, as well as in September/October, 1993 (autumn).

Zooplankton samples were taken in vertical hauls covering discrete depth layers of about 100, 200 and 500 m thickness, respectively, over a depth ranging from 0-1000 meters. The multiple opening and closing net (200 µm mesh-size and a mouth area of 0.25 m²). The samples for biochemical analyses (lipid and carbon content, as well as dry weight) were taken using a ring net (500 µm mesh size and a mouth area of 1.0 m²) for the entire water column down to both 500 m, as well as 1000 m depth.

To investigate vertical fluxes and lateral inputs from the Barents Sea shelf, moored sediment traps were deployed at three different depths (610, 1840 and 1950 m, respectively) at a total water depth of 2050 m from March to July, 1991.

The zooplankton fauna was very rich in calanoid copepods. The species *Calanus finmarchicus* definitely dominated. It made up more than 80% of the entire zooplankton over the entire investigation time period. Zooplankton composition during the whole time was quite similar except for the group: Appendicularia. This group was found only during the summertime. In this time there was a steady increase of abundance along the transect from the mooring position offshore (75°N 11,82'N and 12° 29.38'E) towards the shelf, where they reached a maximum of 60 Ind m⁻³. Appendicularia holds a key position in controlling faecal pellets fluxes in this region. This was observed on the basis of results from studies of zooplankton faecal pellet composition in sediment traps.

Carbon-biomass measurements of zooplankton show that in winter and summer *C. finmarchicus* is the predominant species, contributing more than 60% to the total biomass. In spring, however, in particular *C. hyperboreus* and *Chaetognaths* gain in importance. Furthermore, it was during springtime that the highest abundance and carbon-biomass of zooplankton was registered.

The vertical distribution of different developmental stages of the calanoid copepod *C. finmarchicus* was clearly characterised by an overwintering population of the CV-copepodit stage below 300 m depth and fewer numbers of individuals near the upper layer. Younger developmental stages (CI-CIV) were in evidence from spring until summer - which would seem to

indicate the presence of a second generation of *C. finmarchicus* during the investigation time period.

Significant consumption of lipid reserves by *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* was not registered until springtime. The performed investigations indicate that this consumption between the months of March and May was necessary for shedding skin, gonad maturation and egg production. It was not until late summer - just before overwintering - that lipid reserves, whose concentrations were then close to those measured at the beginning of the year (in late winter: March), were once again replenished. This leads to the assumption that both of these species have a greatly reduced rate of metabolism during this time is minimal.

Results from laboratory experiments involving respiration and excretion of *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* show a close relationship between food concentration and metabolic activity. It was established that their source of energy during spring and summer stems from protein metabolism.

Now the question arise: How are these pelagic findings reflected in the sedimentation of faecal pellets? In order to find out, faecal pellets stemming from material collected using sediment traps at different depths during the deployment time (March until July) were subjected to microscope analysis. In addition, measurements of their organic carbon content were performed using a C/N-analyser.

Four different types of faecal pellets were identified and attributed to their respective producers: Appendicularia, Euphausiids, Copepods and Ostracods. Similar seasonality as for zooplankton was found in the flux of faecal pellet carbon, with a high sedimentation phase during the month of June at all depths. Carbon measurements of intact and fragmented faecal pellets showed that the greater part of sedimentation is brought about by between 10 and 40% of total particulate organic carbon (POC) sedimentation during this phase. In contrast to zooplankton composition in the water column, where *C. finmarchicus* dominated with up to 80% of the standing stock, the main faecal pellet contributors in trap material were Appendicularia and Ostracods.

In addition, a significant increase of faecal pellet carbon (FPC), as well as of other parameters such as lithogenic matter, was observed with increasing depths. This can be explained by the impact of resuspension and lateral advection into the traps at greater depth from the shelf. It is, however, remarkable that distinct particles, such as faecal pellets, are transported within these layers.

To summarise, the findings show that the annual pattern of pelagic sedimentation at the Barents Sea continental shelf is highly influenced by pelagic heterotrophic activity. Coupling investigations of the water column using sediment trap deployments, and laboratory experiments with dominant zooplankton could be a promising approach towards understanding the interaction between the origin and fate of sinking material.

1. Einleitung

Seit Ende des letzten Jahrhunderts wurden kontinuierlich neue Erkenntnisse zur saisonalen und geographischen Verbreitung der Zooplanktongemeinschaft gewonnen (CLAUS, 1863; BRADY, 1883; HENSEN, 1887; GIESBRECHT, 1892; MARSHALL et al., 1935; MARSHALL UND ORR, 1972; RAYMONT, 1983; MORALES, 1993; RICHTER, 1994). Neuere Arbeiten befassen sich zusätzlich mit der biochemischen Zusammensetzung einiger Arten und Gruppen (KATTNER et al., 1981; HAGEN, 1988; KATTNER et al., 1994). Das Zooplankton ist durch seine Biomasse, seine Vertikalwanderung und metabolischen Prozesse (Respiration und Exkretion) ein wichtiges Glied innerhalb der Kohlenstoff- und Stickstoffflüsse (LONGHURST UND WILLIAMS, 1992). Die Anpassungs- und Kopplungsstrategie von Zooplankton während der Produktionsphase (Frühjahrsblüte) ist entscheidend für ihre Entwicklung und stellt einen von mehreren regulierenden Faktoren für den vertikalen Partikelfluß dar (NOJI, 1991; GONZÁLEZ UND SMETACEK, 1994).

In borealen und polaren pelagischen Systemen wird der Lebenszyklus der Zooplankter durch eine Interaktion von abiotischen Faktoren wie Temperatur und Sonneneinstrahlung sowie biotischen Faktoren (Phytoplanktonmenge und -zusammensetzung) gesteuert. Dies ist insbesondere in den polaren Gebieten der Fall, wo es einen starken Wechsel zwischen Licht- und Dunkelperioden gibt. Die Sonneneinstrahlung steuert den Zyklus der Primärproduktion, deren Produkt die Hauptnahrung des herbivoren Zooplanktons ist. Wachstum und Reproduktionsverhalten des Zooplanktons sind an den Jahresgang der Primärproduktion angepaßt (u.a. HAURY et al., 1978; TANDE, 1982; v. BODUNGEN, 1986; TANDE, 1988; NOJI, 1989; BATHMANN et al., 1990).

In den polaren Gebieten findet im Frühjahr in einer dünnen oberflächennahen Schicht eine Umwandlung von gelösten Nährsalzen in partikuläre Biomasse des Phytoplanktons statt. Durch „grazing“ an dem „standing stock“ des Phytoplanktons gewinnen die herbivoren Zooplankter die Energie für ihren Metabolismus und es werden neue Reserven (Lipide) für die darauffolgende Überwinterungsperiode angelegt.

Die polaren Gebiete zeichnen sich durch wenige dominante Zooplanktonarten aus. Die Copepodenarten *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS), *Calanus hyperboreus* (KRØYER), *Calanus glacialis* (JASCHNOV) und *Metridia longa* (LUBBOCK) sind charakteristisch für diese Gebiete. Die Art *C. finmarchicus* nimmt sowohl in der Norwegensee als auch in der Barentssee eine Schlüsselrolle in der Nahrungskette von Primärproduzenten zu planktivoren Fischen ein (TANDE et al., 1985).

In dieser Region kommt eine hohe Akkumulation von Phytoplanktonbiomasse durch das Frühjahrswachstum nur dann zustande, wenn während der Winterperiode der „standing stock“ des herbivoren Zooplanktons in der euphotischen Zone sehr gering ist oder wenn der Aufstieg des überwinterten herbivoren Zooplanktons zeitlich versetzt zur Entwicklung der Phytoplanktongemeinschaft stattfindet. Andernfalls wird das Phytoplankton durch das „grazing“ der herbivoren Zooplankter kontrolliert (PEINERT et al., 1987; BANSE, 1994).

Das Freßverhalten und die Freßraten von Copepoden wurden von verschiedenen Autoren untersucht (u.a. MACKAS UND BOHRER, 1976; DAGG UND GRILL, 1980; WANG UND CONOVER, 1986; PAFFENHÖFER UND LEWIS, 1990; ZELLER, 1990). Diese Untersuchungen erlauben jedoch nur bedingt eine quantitative Aussage über das Verhältnis von Mageninhalt zur Aufnahmerate (PENRY UND FROST, 1991). Zum Verständnis von Bedeutung und Beitrag des Zooplanktons zur Sekundärproduktion sind weitere Kenntnisse der biochemischen Zusammensetzung der Tiere erforderlich (CONOVER UND CORNER, 1968). Dies führte in den letzten Jahren zu einem verstärkten Studium der Lipide, da diese unter anderem als Energiereserve bei der Gonadenreifung und der Eiproduktion eine Schlüsselposition einnehmen (LEE et al., 1971; KATTNER et al., 1983; KATTNER UND KRAUS, 1987; HAGEN, 1988; TANDE UND HENDERSON, 1988; KATTNER et al., 1994).

Die hervorgehobene Bedeutung der Lipide als Energiereserve gegenüber den Kohlenhydraten zeigt sich insbesondere im saisonalbeeinflussten hohen Lipidanteil, den die Zooplankter der polaren Regionen aufweisen.

Ein weiterer wichtiger Aspekt der Lipide (Neutrallipide: z.B. Wachsester, Triglyceride, Diglyceride) besteht in einem gegenüber Seewasser geringeren spezifischen Gewicht. Dies verleiht pelagischen Tieren im allgemeinen Auftrieb, so daß nur eine geringe Bewegungsenergie gegen das Absinken aufgewendet werden muß. Zugleich ist das spezifische Gewicht der Lipide deutlich von der Wassertemperatur und vom Wasserdruck abhängig und kann z.B. bei abnehmender Temperatur ansteigen und somit den Tieren ein gegenüber Seewasser höheres spezifisches Gewicht verleihen. CORNER UND O'HARA (1986) zeigen an *Calanus finmarchicus* aus der Norwegensee, daß die Tiere mit einem hohen Lipidgehalt im August ein höheres spezifisches Gewicht als das des oberflächlichen Seewassers aufweisen. Dies impliziert, daß die Tiere Anfang Winter, wenn sie für ihre Überwinterung in größere Wassertiefen schwimmen, nur minimal Energie verbrauchen. Nach dem Erreichen der Überwinterungstiefe verbleiben die Tiere in einem „schwebenden“ Zustand, ohne daß hierzu Energie aufgewendet werden muß. Nach SARGENT et al. (1976) hat der Aufstieg eines wachsesterreichen Copepoden aus größeren Tiefen nur eine sehr geringe Volumenexpansion zur Folge.

Das Gleichgewicht zwischen Energieaufnahme (Frühjahr und Sommer) und -abgabe (über das gesamte Jahr) bestimmt bei den herbivoren Zooplanktern die Überlebenswahrscheinlichkeit während der Überwinterungsphase. Die Ermittlung des Energieverbrauchs kann anhand von Respirations- und Exkretionsmessungen erfolgen. Laboruntersuchungen zur Abschätzung des Energieverbrauchs wurden unter anderem von MARSHALL et al. (1935), CONOVER UND CORNER (1968), IKEDA (1970, 1977), BÅMSTEDT UND TANDE (1985), HEAD UND HARRIS (1985) und HIRCHE (1987) durchgeführt. Es zeigt sich, daß während des Frühjahrswachstums eine Steigerung des Metabolismus stattfindet. Weiterhin liefert das Verhältnis von Sauerstoffaufnahme zu Stickstoffexkretion Informationen über das katabolisierte Substrat. Somit ist es möglich zu erfahren, ob die verbrauchte Energie aus dem Lipid- oder Proteinmetabolismus stammt.

Eine weitere Folge des Metabolismus ist die Ausscheidung von Kotballen. In den letzten Jahren wurden intensive Untersuchungen zur Bedeutung der Kotballen für den partikulären organischen Kohlenstofffluß durchgeführt (u.a. HONJO, 1978; PAFFENHÖFER UND KNOWLES, 1979; BRULAND UND SILVER, 1981; SMALL et al., 1983; ANGEL, 1984; V. BODUNGEN, 1986; FOWLER UND KNAUER, 1986; V. BODUNGEN et al., 1987; NOJI, 1989; BATHMANN et al., 1990; SILVER UND GOWING, 1991; VOSS, 1991; GONZÁLEZ, 1992; LANE et al., 1994). Der Stellenwert, den die Kotballen der einzelnen Produzenten für den Partikelfluß haben, kann sehr unterschiedlich sein. Die Kotballen der Copepoden, deren Produktion in der Wassersäule sehr hoch ist, tragen in der Regel nur geringfügig zum Partikelfluß bei (HONJO UND ROMAN, 1978; BATHMAN et al., 1987; GONZÁLEZ UND SMETACEK, 1994; GONZÁLEZ et al., 1994; V. BODUNGEN et al., 1995).

Die Menge an Kotballenmaterial, die zum Meeresboden transportiert wird, ist von der Produktionsrate, von der Größe, Form, Volumen und Dichte der Kotballen und somit von ihrer Zusammensetzung und Sinkgeschwindigkeit abhängig. Eine weitere Rolle spielen Prozesse wie Biodegradation durch Bakterienaktivität oder Wiederaufnahme der Kotballen durch Zooplankton (Coprophagie). Physikalische Faktoren wie Turbulenz, Dichtegradient, Lateraltransport und Resuspension können weiterhin dazu führen, daß die Kotballen in der Wassersäule verbleiben und somit nicht zum Sinken kommen oder aber in ihrer Sinkgeschwindigkeit beschleunigt werden.

Um ein möglichst umfassendes Verständnis der Bedeutung dieser Organismen innerhalb des Systems zu erlangen, wären ganzjährige Untersuchungen wünschenswert. Die überwiegende Anzahl von Untersuchungen in der Barentssee und im nördlichen Bereich der Norwegensee (TANDE et al., 1985; TANDE UND BÅMSTED, 1985; TANDE UND HENDERSON, 1988; CONOVER et al., 1988; IKEDA UND SKJOLDAL, 1989) beschränken sich jedoch auf die

Sommermonate. Dementsprechend stand im Vordergrund dieser Arbeit, das Untersuchungsgebiet innerhalb eines Jahres in möglichst kurzen Zeitintervallen zu beproben, um den saisonalen Einfluß der Zooplankter in diesem System zu erfassen.

Aus den Ergebnissen früherer Untersuchungen, die zum Zooplankton in den verschiedenen Gebieten der Norwegensee, der Barentssee und entlang der Framstraße durchgeführt wurden, stellen sich für das Gebiet am Barentssee-Kontinentalhang folgende wichtige Fragen:

- Inwieweit werden die Artenzusammensetzung und Abundanz in diesem Gebiet durch die umliegenden Regionen beeinflusst?
- Welche Wechselwirkung besteht zwischen der Primärproduktion und Sekundärproduktion, und wie spiegelt sich dieses im Stoffhaushalt des Zooplanktons wider?
- Welchen Einfluß hat die Änderung der Nahrungskonzentration auf den Metabolismus der Zooplankter?
- Welchen Stellenwert haben einzelne Zooplanktonarten für den vertikalen Partikelfluß?
- Welche Rolle spielen advective Prozesse für den Transport von Kotballen?

Ziel der vorliegenden Studie ist es, erstmalig eine qualitative und quantitative Aufnahme des Zooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang zu erstellen, die durch ein möglichst engmaschiges zeitliches Beprobungsraster alle wichtigen saisonalen Aspekte berücksichtigt. Zur Beschreibung des Stoffhaushalts des Zooplanktons wurden begleitend Kohlenstoff- und Stickstoffmessungen sowie Lipiduntersuchungen durchgeführt. Um den potentiellen Energieverbrauch der wenig in der Literatur beschriebenen Art *Calanus hyperboreus* abschätzen zu können, wurden in experimentellen Arbeiten deren Respirations- und Exkretionsraten gemessen. Zur Beurteilung der Rolle des Zooplanktons für den vertikalen Partikelfluß wurden gezielte Kotballenuntersuchungen an einer Kurzzeitverankerung am Barentssee-Kontinentalhang durchgeführt.

2. Geographische Lage und Hydrographie des Untersuchungsgebietes im Überblick

Das Untersuchungsgebiet am Barentssee-Kontinentalhang liegt im Europäischen Nordmeer, das sich zwischen Grönland und Skandinavien von 60° bis 80° nördlicher Breite erstreckt und im Südwesten durch den Grönland-Schottland-Rücken vom Nordostatlantik getrennt wird. Im Norden stellt die Framstraße die Verbindung zum ganzjährig eisbedeckten Arktischen Ozean dar. Im Nordosten wird das Nordmeer durch das Spitzbergen-Archipel und die Barentssee und im Südosten durch das norwegische Festland begrenzt. Das Arbeitsgebiet erstreckt sich auf dem Barentssee-Kontinentalhang bei 75°N von 10°E bis 16°E (Abb. 1).

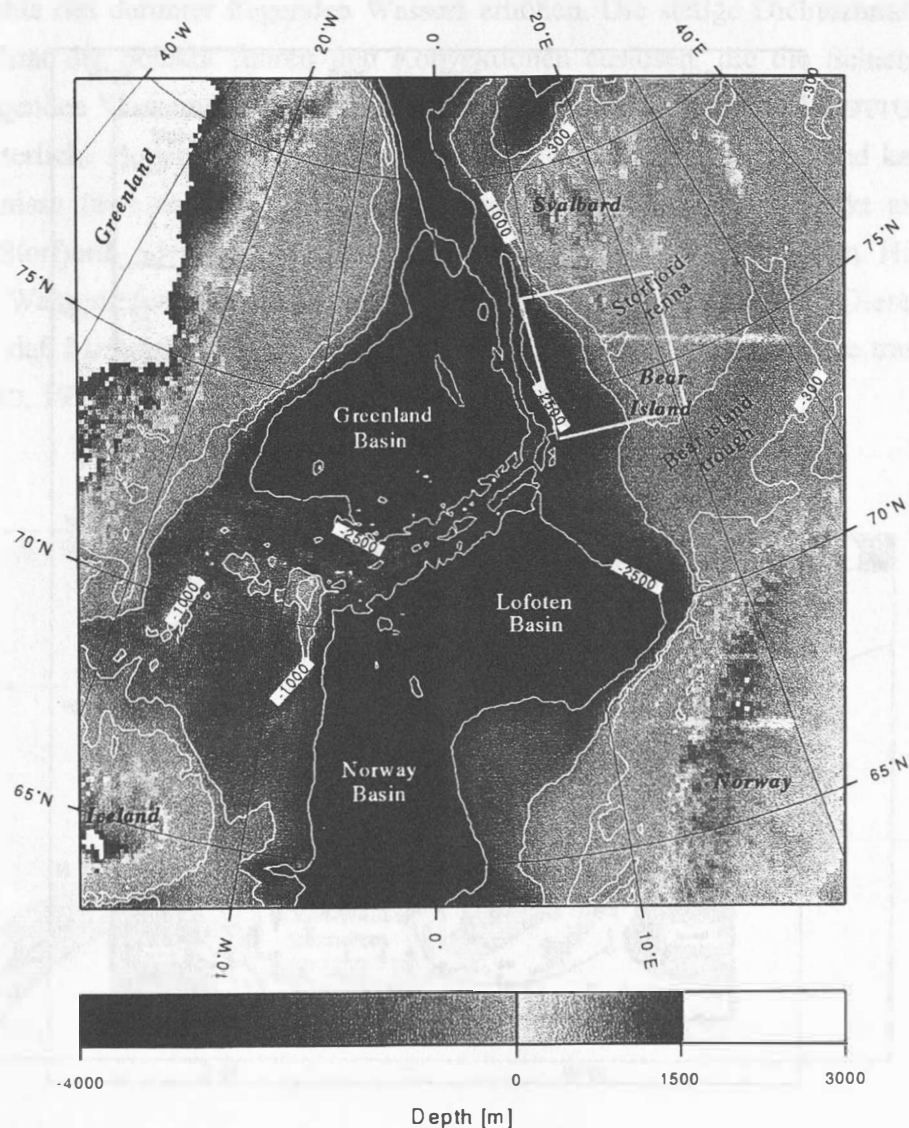


Abb. 1: Die Karte zeigt die Bathymetrie im Untersuchungsgebiet. Der eingezeichnete Rahmen entspricht den Grenzen des Untersuchungsgebietes im Europäischen Nordmeer.

Der Barentssee-Schelf ist topographisch durch eine Reihe von Schwellen und Tiefen und hydrographisch durch ein komplexes Zirkulationsmuster gekennzeichnet (Abb. 2). Die Zirkulation der Oberflächenwassermassen in diesem Gebiet wird im wesentlichen durch atlantisches Wasser ($S \geq 35$; $T \geq 3^\circ\text{C}$) bestimmt. Es driftet im Norwegenstrom nordwärts. Dieser teilt sich auf der Höhe Nordnorwegens in den nach Nordosten in die Barentssee einströmenden Nordkapstrom und in den nordwärts gerichteten Westspitzbergenstrom (AAGAARD et al., 1987). Ein weiterer Einstrom in die Barentssee erfolgt durch den Norwegischen Küstenstrom. Der Ausstrom von salzarmen Ostseewasser sowie der Eintrag von norwegischen Fjordwassern führen dazu, daß der Norwegische Küstenstrom mit einem Salzgehalt von 33,9 salzärmer ist als der östlich fließende Norwegenstrom ($S = \pm 35$; $T = 3\text{-}10^\circ\text{C}$) (JOHANNESSEN, 1986).

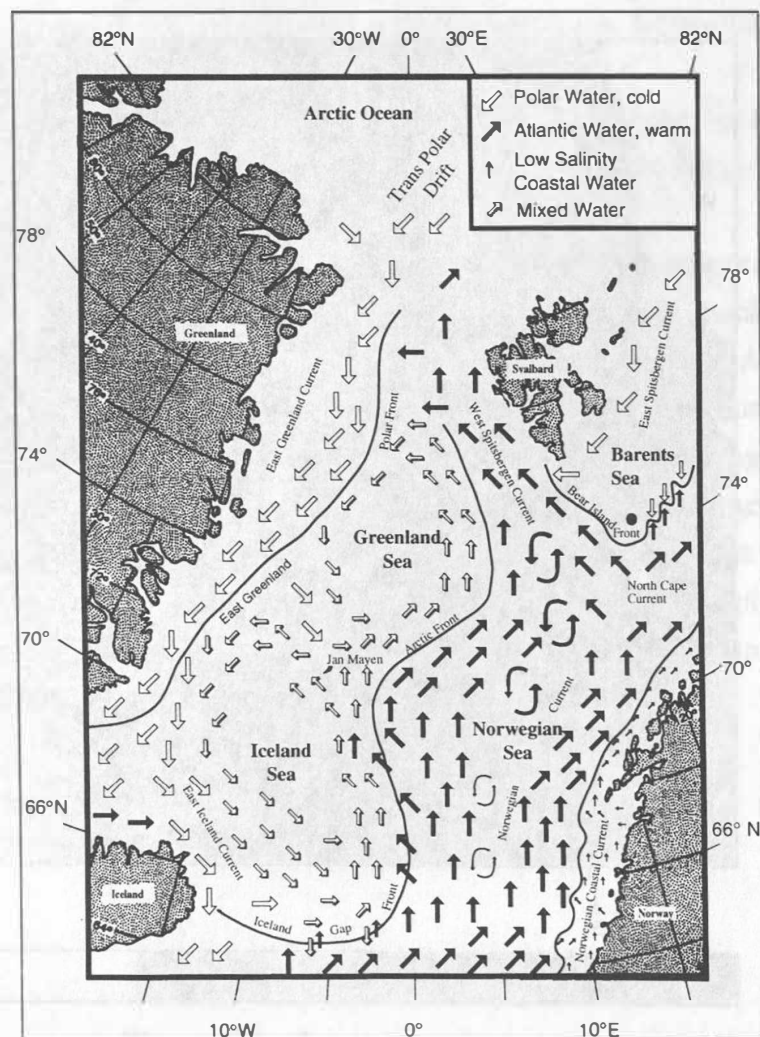


Abb. 2: Oberflächen-Strömungssysteme im Europäischen Nordmeer (nach BLAUME, 1992).

Der Ausstrom von kaltem Polarwasser aus der Barentssee ($S = 30-34$; $T \leq 0^\circ\text{C}$) findet zum einen durch den Bäreninselstrom und zum anderen durch den Ostspitzbergenstrom (JOHANNESSEN, 1986; SWIFT, 1986) statt. Durch das Aufeinandertreffen zweier verschiedener Wassermassen, des kalten Polarwassers und des warmen Atlantikwassers, kommt es zur Bildung der Arktischen Front. Diese Front ist physikalisch durch Unterschiede im Salzgehalt und in der Temperatur sowie biologisch durch eine unterschiedliche Verteilung einzelner Organismen gekennzeichnet (VAN AKEN et al., 1991).

Ein weiterer Prozeß auf dem Barentssee-Schelf, der sich auf die biologischen Ereignisse auswirkt, ist die Bildung von Bodenwasser: Im Winter kommt es durch eine ständige Abkühlung des Oberflächenwassers zu Eisbildung (siehe Abb. 3). Dabei treten Salzlaken aus, die die Dichte des darunter liegenden Wassers erhöhen. Die stetige Dichtezunahme kann zur Instabilität der Schicht führen und Konvektionen auslösen, die die Schichtung des darunterliegenden Wassers durchbrechen und bis zum Boden vordringen (MIDTTUN, 1985). Dieses winterliche Bodenwasser sammelt sich in Senken auf dem Schelf und kann durch Sturmereignisse über den Kontinentalrand transportiert werden oder direkt am Boden durch den Storfjord- oder den Bäreninsel-Trog in die Norwegensee abfließen. Hier breitet es sich in Wassertiefen mit identischer Wassermassencharakteristik aus. Dieser Prozeß führt dazu, daß Material vom Schelf über den Kontinentalhang in die Tiefsee transportiert wird (HONJO, 1990; v. BODUNGEN et al., 1995).

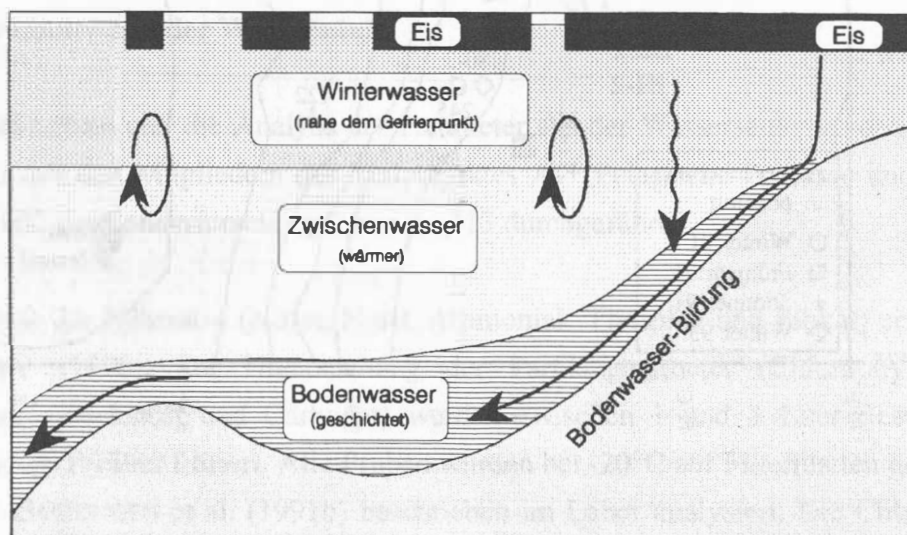


Abb. 3: Skizze der Bodenwasserbildung auf dem Barentssee-Schelf (modifiziert nach MIDTTUN, 1985).

3. Material und Methoden

3.1 In situ-Aufnahmen

Die Positionen der beprobten Stationen sowie die der Jahresverankerung sind in Abb. 4 aufgetragen.

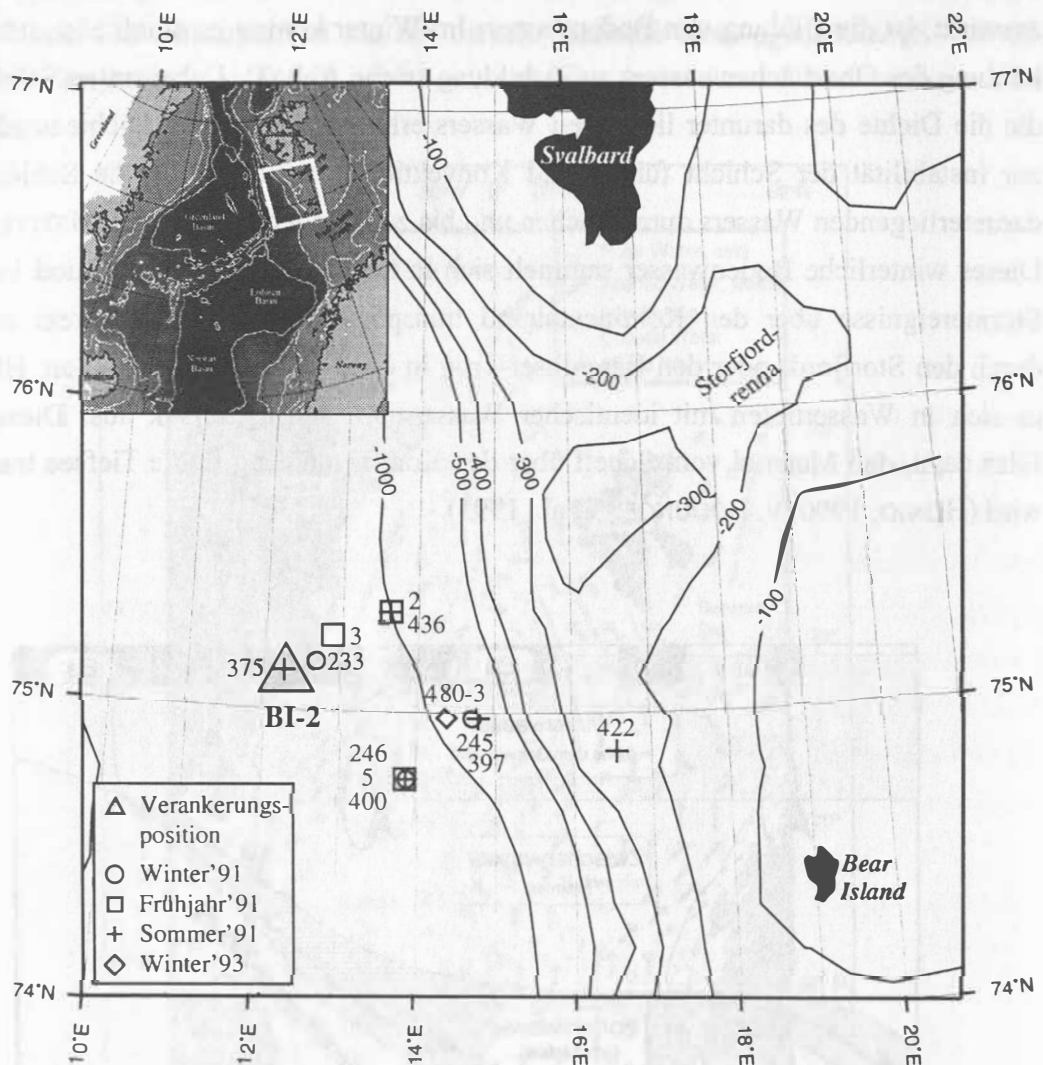


Abb. 4: Vergrößerter Ausschnitt des Untersuchungsgebietes am Barentssee-Kontinentalhang. Die Position der Verankerung (BI-2) ist durch ein Dreieck gekennzeichnet. Zusätzlich sind die Stationen an denen Wassersäulenuntersuchungen stattfanden eingetragen. Die Nummern entsprechen den Stationsnummern.

Das Arbeitsgebiet wurde insgesamt viermal zu verschiedenen Jahreszeiten aufgesucht: im März 1991, Mai 1991, Juli 1991 und September 1993 (Tab. 1). Jede Ausfahrt beinhaltete die Beprobung mehrerer Stationen, die jeweils bei den darauffolgenden Ausfahrten wieder untersucht wurden. Eine Ausnahme bildet die Ausfahrt im September 1993, da hier aus Witterungsgründen nur die Position auf 74°N 14°E angelaufen werden konnte. Auf jeder der zwölf Stationen wurde mit einer CTD-Sonde die Temperatur und der Salzgehalt bis ca. 20 m über dem Boden gemessen. Mit Wassers schöpfern wurden Proben aus den Horizonten mit 60%, 30%, 10%, 5%, 1% und 0,1% des Oberflächenlichtes entnommen. Außerdem wurden verschiedene Netzfänge durchgeführt (siehe Anhang), um den Bestand und die Verteilung des Mesozooplanktons aufzunehmen.

Tab. 1: Durchgeführte Expeditionen in das Untersuchungsgebiet zu den verschiedenen Jahreszeiten (1991 und 1993).

F.S. „Poseidon“ (Reise 181)	(18.02 - 27.03.1991)	Winter
F.S. „Valdivia“ (Reise 112)	(15.05 - 02.06.1991)	Frühjahr
F.S. „Meteor“ (Reise M17/1)	(17.07 - 08.08.1991)	Sommer
F.S. „Meteor“ (Reise M26/2)	(28.09 - 25.10.1993)	Winter

3.1.1 Parameter aus der Wassersäule

Die Probennahme und die Analyse der Parameter aus der Wassersäule wurden in Zusammenarbeit mit den Mitgliedern des Teilprojektes A1 „Pelagische Prozesse und vertikaler Partikelfluß“ des Sonderforschungsbereichs 313 durchgeführt.

Die Analyse der Nährsalze (Nitrat, Nitrit, Ammoniak, Phosphat und Silikat) erfolgte nach GRASSHOFF (1976). Zur Untersuchung der Partikelparameter (Chlorophyll, Seston, Kohlenstoff, Stickstoff und Carbonat) wurden zwischen 1 und 3 Liter Seewasser auf Whatman GF/F-Filter filtriert. Alle Proben wurden bei -20°C auf Filterplatten gelagert und wie in v. BODUNGEN et al. (1991b) beschrieben im Labor analysiert. Die Chlorophyll *a*-Bestimmung erfolgte nach JEFFREY UND HUMPHREY (1975) mit einem Turner-Design-Fluorometer.

3.1.2 Bestandsaufnahme des Mesozooplanktons

Die Muster der saisonalen und vertikalen Artenverteilung sowie die Abundanz des Mesozooplanktons wurden durch Vertikalhols mit einem Multinetz (Firma Hydrobios) von 200 μm Maschenweite und 0,25 m^2 Netzöffnung bei einer Hievgeschwindigkeit von 0,7 m sec^{-1} in fünf verschiedenen Tiefenintervallen (1000-500; 500-300; 300-200; 200-100 und 100 m bis zur Wasseroberfläche) aufgenommen. Um eine möglichst gute Vergleichbarkeit der Proben der verschiedenen Stationen (Tab. 2) zu erreichen, wurden diese Tiefenintervalle möglichst auf allen Stationen beibehalten. Ausnahmen stellen die Stationen 233 und 245 dar. Die Station 422 mit einer Wassertiefe von 300 m lag bei 74°52'N und 16°32'E direkt auf dem Barentssee-Schelf. Dort wurde eine genauere Auflösung der ersten 100 m gewählt.

Tab. 2: Tiefenintervalle der Netzfänge an den verschiedenen Stationen.

Fahrt	Stations-Nr.	Datum	Tiefenstufen (m)	Position	
Poseidon 181 (Winter)	233	2. März 91	- / - /300/500/1000	75°09,95'N	12°40,14'E
	245	3. März 91	0/600/750/1200/1250/1300	74°59,05'N	14°41,90'E
	246	3. März 91	0/100/200/300/500/1000	74°47,27'N	13°52,63'E
Valdivia 112 (Frühjahr)	2	22. Mai 91	0/100/200/300/500/1000	75°20,70'N	13°38,20'E
	3	22. Mai 91	0/100/200/300/500/1000	75°14,00'N	12°52,00'E
	5	27. Mai 91	0/100/200/300/500/1000	74°47,30'N	13°52,50'E
Meteor 17/1 (Sommer)	375	22. Juli 91	0/100/200/300/500/1000	75°08,20'N	12°15,60'E
	397	26. Juli 91	0/100/200/300/500/1000	74°59,40'N	14°47,20'E
	400	26. Juli 91	0/100/200/300/500/1000	74°47,40'N	13°52,70'E
	422	27. Juli 91	0/25/50/100/200/300	74°52,10'N	16°33,30'E
	436	28. Juli 91	0/100/200/300/500/1000	75°20,80'N	13°37,50'E
Meteor 26/2 (Winter)	480-3	13.Okt.93	0/100/200/300/500/1000	74°59,97'N	14°22,45'E

Das Probenmaterial aus den verschiedenen Tiefenintervallen wurde nach dem Fang in einer boraxgepufferten 4%-igen Formalin-Seewasserlösung aufbewahrt und später unter einem Stereomikroskop (Fa. Wild) nach Art, Größe und Entwicklungsstadium bestimmt und ausgezählt.

Um bei geringem Zeitaufwand ausreichend Zooplankton für biochemische Untersuchungen wie Gesamtlipid-, Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt zu entnehmen, wurde ein Ringnetz mit einer Maschenweite von 500 μm und einer Netzöffnung von 1 m^2 eingesetzt. Zur möglichst schonenden Gewinnung des Mesozooplanktons wurde ein großvolumiger Netzbecher verwendet. Die Probenahme erfolgte in den Stufenintervallen von 1000 m bzw. 500 m bis zur Wasseroberfläche.

3.1.3 Aufarbeitung der Ringnetzproben

Die Proben wurden direkt nach dem Fang in 50-Liter-Wannen mit Seewasser aus der entsprechenden Fangtiefe überführt, um den Tieren den Streß durch ein zu kleines Hälterungsgefäß zu ersparen. Unterproben wurden gleich nach dem Fang aus dieser Wanne entnommen und unter dem Binokular auf einem Kühltisch (zur Vermeidung von Autooxidationsprozessen in den Lipiden) nach Art und Entwicklungsstadium aussortiert. Beim Aussortieren wurden, wenn möglich, nur lebende Tiere berücksichtigt. Bei seltenen oder empfindlichen Tierarten, die dem Fang nicht lebend entnommen werden konnten, wurden nur unzerstörte Tiere ohne weißliche Muskelverfärbung, als Zeichen der noch nicht eingetretenen Denaturierung, für die Analysen entnommen. Die Individuen wurden nach dem Aussortieren in Kryogefäße überführt, wo sie in flüssigem Stickstoff bei -196°C schockgefroren und gelagert wurden.

3.1.4 Bestimmung des Gesamtlipidgehalts

Für die Lipidanalyse wurde darauf geachtet, daß aus demselben Fang möglichst viele Individuen gleicher Art und gleichen Entwicklungsstadiums in einer Probe zusammenkamen. So sollten für die Gewichtsbestimmung ausreichende Lipidmengen erhalten bleiben und Schwankungen in der Individuengröße ausgeglichen werden. Je Analysengang wurden in Abhängigkeit der Größe zwischen 10 und 100 Tiere benötigt.

An allen Proben wurde vor der Aufbereitung zur Bestimmung des Gesamtlipidgehalts eine Trockengewichtsbestimmung durchgeführt. Hierzu wurden die Proben mindestens 48 Stunden gefriergetrocknet und dann sofort zum Temperaturangleich in den Exsikkator unter Vakuum gebracht, um eine Kondensatbildung zu vermeiden. Die Gewichtsbestimmung erfolgte mit einer elektronischen Analysenwaage, Typ SARTORIUS 1712 MP8 mit einer Anzeigegenauigkeit von $\pm 0,02$ mg. Nach der Einschwingzeit von ca. 15 Sekunden wurde das Gewicht abgelesen.

Der Gesamtlipidgehalt wurde mit der VON HAGEN (1988) modifizierten gravimetrischen Methode (Abb. 5) nach FOLCH et al. (1957) bestimmt. Bei dieser Methode wird die Probe in ein POTTER-Homogenisiergefäß überführt und in einem Gemisch aus Chloroform/Methanol (Nanograde) im Volumenverhältnis 2:1 und Buthylhydroxytoluol (BHT) als Antioxidant mit einem Teflonkolben zerkleinert. Für eine optimale Extraktion der Lipide wurde die Probe noch zusätzlich in einem Ultraschallhomogenisator bearbeitet.

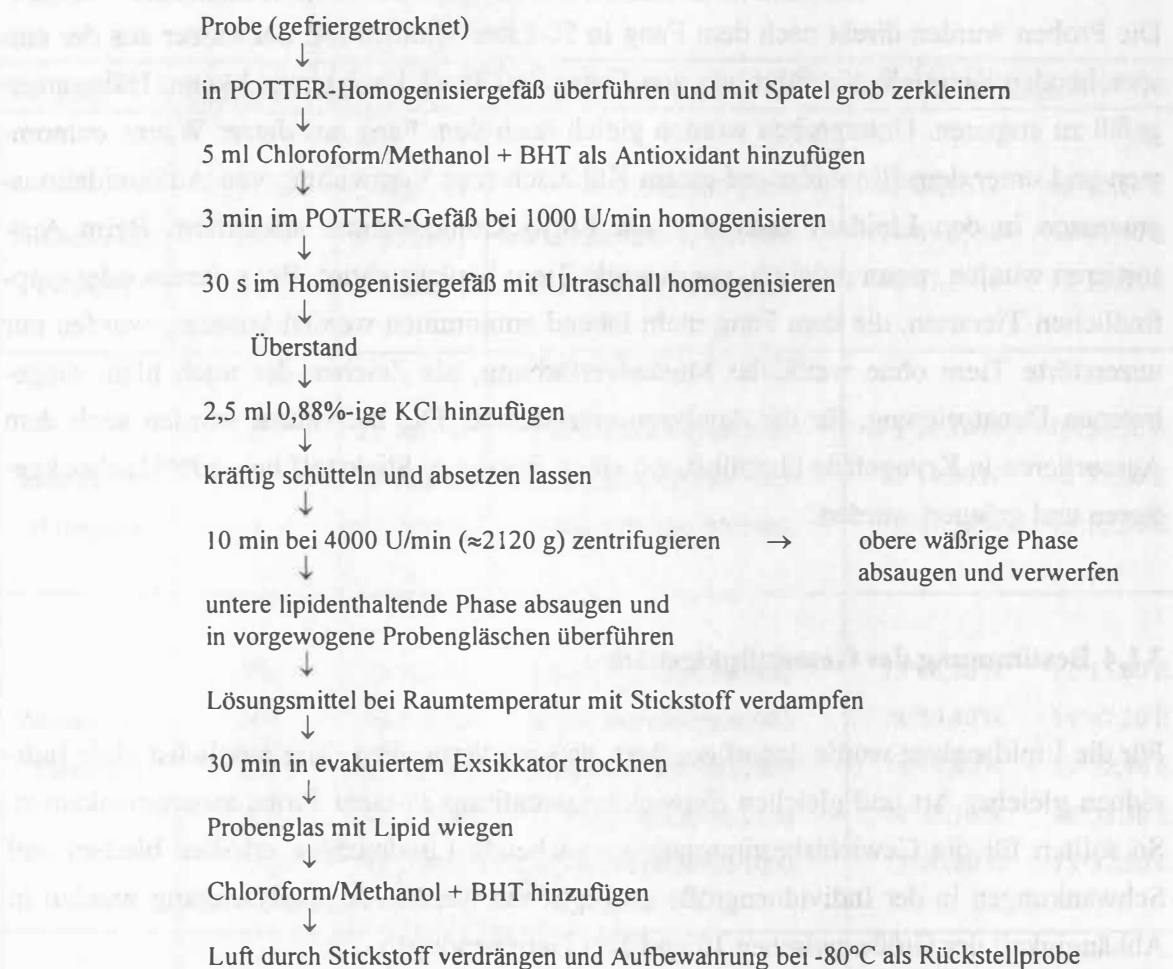


Abb. 5: Flußdiagramm der Lipidextraktion (nach Hagen, 1988).

Dieses Verfahren wurde zweimal wiederholt. Der Extrakt wurde unter Zugabe einer 0,88% -igen KCl-Lösung geschüttelt und nach fünf Minuten in einer Kühlzentrifuge bei 4000 U/min ca. 10 Minuten zentrifugiert. Nach Ablauf dieser Zeit befinden sich im Zentrifugenglas drei Phasen: Im oberen Teil eine wäßrige Phase, die verworfen wird; darunter folgt eine feste Phase, in der sich die Gewebeteile als gepreßte Plättchen befinden und die zugleich auch die Grenzschicht zur organischen Phase mit den extrahierten Lipiden bildet. Mittels einer Pasteurpipette wird die feste Phase durchdrungen, der Lipidextrakt abgesaugt und in ein vorgewogenes Probenglas überführt. Es wurde darauf geachtet, daß keine Gewebeteile mit in das Probenglas überführt wurden. Zum Verdampfen der Lösungsmittel wurde das Probenglas mit dem Lipidextrakt unter reinen Stickstoff gestellt und danach im evakuierten Exsikkator zum Trocknen aufbewahrt. Der Gesamtlipidgehalt errechnet sich aus der Gewichts Differenz zwischen leerem und vollem Probenglas. Mögliche Gewichtsschwankungen durch Anhaftungen wurden mittels Wägung von Referenzgläsern vor und nach dem Analysengang korrigiert. Der Lipidanteil eines Tieres errechnet sich aus dem Verhältnis zwischen gemessenem Lipidwert zum Trockengewicht. Zwischen den Proben eines Fanges zeigt sich eine Übereinstimmung von $\geq 70\%$.

3.1.5 Kohlenstoffmessungen

Die Bestimmung des Kohlenstoffgehalts erfolgte an mehreren eingefrorenen Zooplanktonunterproben desselben Ringnetzfanges aus dem auch die Proben für die Lipidbestimmung stammen.

Um ausreichende Kohlenstoffmengen für die Messungen zu erhalten, ist eine bestimmte Anzahl von Tieren notwendig. Diese Angaben wurden aus der Literatur entnommen (NOJI, 1989). Für *Calanus finmarchicus* wurden z.B. 5-10 Tiere pro Probe, bei *C. hyperboreus* maximal drei Tiere pro Probe verwendet. Die vorsortierten und eingefrorenen Proben wurden auf einem Kühltisch unter dem Binokular nochmals aussortiert, um eventuelle Schwankungen durch verschiedene Körpergrößen innerhalb eines Entwicklungsstadiums zu minimieren. Danach wurden die Tiere auf GF/C-Filter gebracht und im Trockenschrank bei 60°C ca. 24 Stunden getrocknet, bevor die Kohlenstoffmessungen mit einem „CHN-rapid-Analyser“ der Fa. Heraeus erfolgten. Bei nicht ausreichender Materialmenge eines Fangintervalles wurde zur Kohlenstoffberechnung auf Literaturwerte zurückgegriffen.

3.2 Experimenteller Teil

3.2.1 Respirations- und Exkretionsmessungen

Zur Bestimmung der Aktivität des Mesozooplanktons wurden zwei unterschiedliche Experimente mit den calanoiden Copepodenarten *Calanus hyperboreus* und *C. finmarchicus* durchgeführt. Im ersten Versuch wurden die Respirations- und Exkretionsraten bei unterschiedlichen Nahrungskonzentrationen bestimmt. Im zweiten Versuch wurde ermittelt, inwieweit sich diese Raten bei einer konstanten Futterkonzentration mit der Zeit ändern.

Das Material für die Experimente wurde mit Netzfängen (200 µm Maschenweite) aus dem Malangen Fjord vor Tromsø gewonnen. Die Proben wurden nach dem Fang in 50-Liter-Wannen mit Oberflächenseewasser in Kühlräumen aufbewahrt. Die CV-Copepoditstadien der Arten *C. hyperboreus* und *C. finmarchicus* wurden aus den Proben sortiert und über 24 Stunden mit einer Algenkultur von *Thalassiosira nordenskiöldii* gefüttert, um so den Versuchstieren möglichst gleiche Ausgangsbedingungen zu liefern.

Zur Untersuchung der Respirations- und Exkretionsraten in Abhängigkeit vom Futterangebot wurden über einen Zeitraum von 24 Stunden sowohl Tiere in filtriertem Seewasser (FSW) als auch in Algenkulturen von *T. nordenskiöldii* und natürlichem Phytoplankton eingesetzt. Hierbei wurden die Tiere in verschiedenen Chlorophyllkonzentrationen (2; 5; 7; 10; 24; 25 und 28 µg l⁻¹) gehältert. Nach Ablauf eines Tages wurden zehn Tiere aussortiert und zur Befreiung von eventuellen Algenanhängen mit filtriertem Seewasser (FSW) gespült. Anschließend wurden die Tiere in mit 100 ml FSW gefüllte Winklerflaschen überführt (Abb. 6).

Parallel dazu wurden Kontrollflaschen vorbereitet, die nur FSW enthielten. Die Probenflaschen verblieben bei einer Temperatur von 5°C über einen Zeitraum von vier Stunden im Dunkeln. Die Anfangskonzentrationen von Sauerstoff und Ammonium des FSW wurden unmittelbar nach dem Ansetzen des Experimentes bestimmt.

Mit Beendigung der Inkubationszeit wurden zwei bzw. drei Parallelproben für Sauerstoff- (je 10 ml) und Ammoniummessungen (je 2.5 ml) aus den Glasflaschen blasenfrei heraus-siphoniert. Der gelöste Sauerstoff wurde nach einer modifizierten Winkler-Methode und Ammonium nach BÄMSTEDT (1981) bestimmt. Die Messungen erfolgten in einem Photometer (Universal Photometer DCP); die Sauerstoffbestimmung bei einer Wellenlänge von 450 nm und die Ammoniumbestimmung bei einer Absorption von 630 nm.

Ziel des zweiten Versuchs war die Bestimmung der Metabolismusänderung (Respirations- und Exkretionsrate) unter konstanter Futterkonzentration in Abhängigkeit der Versuchsdauer. Dafür wurden 100-150 Tiere der Arten *C. hyperboreus* und *C. finmarchicus* in drei verschiedene Glasbehälter (je 5 Liter) überführt, die jeweils Futterkonzentrationen von 3,2 und 14,2 mg Chl *a* m⁻³ (aus Algenkultur von *T. nordenskiöldii*) bzw. nur FSW enthielten. Die Versuchsdauer betrug insgesamt fünf Tage. Die Änderungen der Respiration und der Exkretion wurden analog zum ersten Experiment täglich gemessen. Um die Futterkonzentration über den gesamten Ablauf des Experiments konstant zu halten, wurde die Chlorophyllkonzentration ebenfalls täglich bestimmt und gegebenenfalls Futter hinzugegeben.

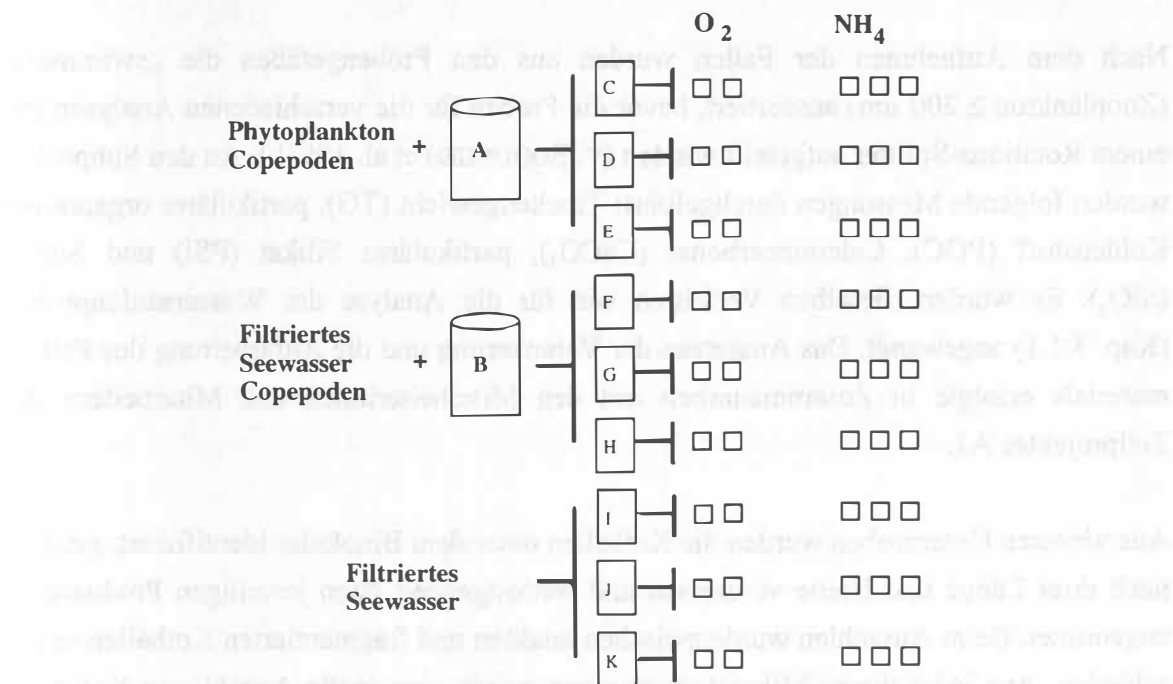


Abb. 6: Schema des Versuchsaufbaus: A und B entsprechen Bechergläsern mit je einem Volumen von 5 Litern, in denen die Tiere vor dem Experiment gehältert wurden. Die mit C bis K bezeichneten Kästchen entsprechen den Winklerflaschen (à 100 ml) mit jeweils 10 Tieren und 100 ml FSW; hieraus wurden Proben für die O₂- und NH₄-Messungen entnommen.

3.3 Kurzzeitverankerung

Zur Untersuchung des vertikalen Partikelflusses und des lateralen Transports am Barentssee-Kontinentalhang wurde im Zeitraum März bis Juli 1991 eine Kurzzeitverankerung bei 75°11.82'N und 12°29.38'E mit Sinkstofffallen in 610 m, 1840 m und 1950 m in einer Wassertiefe von 2050 m ausgesetzt. Bei den Fallen handelt es sich um modifizierte konische Fallen (ZEITZSCHEL et al., 1978) mit einer Öffnung von 0,5 m² und einem bienenwabenähnlichen Gitter als Deckel. Die Fallen sind mit automatischen Probenwechslern ausgerüstet, die auf eine einwöchige Probenahme programmiert wurden. Vor dem Einsatz wurden die Probengläser mit leicht aufgesalzenem filtriertem Seewasser (0,2 µm-Filter) aufgefüllt und mit einer gesättigten Quecksilber(II)-chlorid-Lösung versetzt (1 ml HgCl₂-Lösung auf 100 ml Seewasser).

Nach dem Aufnehmen der Fallen wurden aus den Probengefäßen die „swimmers“ (Zooplankton ≥ 200 µm) aussortiert, bevor die Proben für die verschiedenen Analysen mit einem Rotations-Splitter aufgeteilt wurden (v. BODUNGEN et al. 1991b). An den Subproben wurden folgende Messungen durchgeführt: Trockengewicht (TG), partikulärer organischer Kohlenstoff (POC), Calciumcarbonat (CaCO₃), partikuläres Silikat (PSi) und Silikat (SiO₂). Es wurden dieselben Verfahren wie für die Analyse der Wassersäulenproben (Kap. 3.1.1) angewandt. Das Aussetzen der Verankerung und die Aufarbeitung des Fallmaterials erfolgte in Zusammenarbeit mit den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Teilprojektes A1.

Aus weiteren Unterproben wurden die Kotballen unter dem Binokular identifiziert, gezählt, nach ihrer Länge und Breite vermessen und weitestgehend ihren jeweiligen Produzenten zugeordnet. Beim Auszählen wurde zwischen intakten und fragmentierten Kotballen unterschieden. Aus jeder dieser Mikroskopierproben wurde eine große Anzahl von Kotballen (mindestens 100 Stück) zur Pigmentanalyse mittels HPLC (PEEKEN; pers. Mitt.), zur Alkenonbestimmung (THOMSEN, 1993a) und für Stickstoff-/Kohlenstoff-Messungen aussortiert. Weiterhin wurde der Inhalt der verschiedenen Kotballen unter einem Rasterelektronenmikroskop untersucht. Dazu wurden einzelne Kotballen aus der Probe auf einen Nucleoporfilter pipettiert und mit destilliertem Wasser kurz gespült. Zur Zerstörung der peritrophen Membran wurde eine Dehydratation mittels einer Wasser-/Alkoholreihe durchgeführt. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die Teilung des Kotballenmaterials durch einen transversalen Schnitt zu einem qualitativ besseren Einblick des Inhalts führt.

Da sich innerhalb derselben Probe Kotballen unterschiedlicher Größe befanden, und die Mengen nicht immer ausreichten, um eine Kohlenstoffmessung durchzuführen, wurden Proben aus zeitlich eng aufeinander folgenden Fangintervallen zusammengelegt (siehe Anhang). Zur Berechnung des Kotballenkohlenstoffanteils der Appendicularien, Ostracoden und Euphausiaceen wurden die Volumina der Kotballen nach ihrer geometrischen Form bestimmt (Appendicularien: Ellipse, Ostracoden: Zylinder und Euphausiaceen: Zylinder). Der Kohlenstoffgehalt der Copepodenkotballen wurde nach BATHMANN et al. (1987) und NOJI (1989) berechnet.

Die Kohlenstoffkonzentrationen der Proben wurden mit einem Elementaranalysator (Elementar Analysensystem GmbH, Vario EL III) bestimmt. Die Proben wurden in einem Stickstoffstrom bei 900 °C in Kohlenstoffdioxid umgewandelt, das in einem Gaschromatographen (GC) getrennt und in einem Infrarotdetektor (IR) nachgewiesen wurde. Die Kohlenstoffkonzentrationen wurden aus der Peakfläche berechnet. Die Kohlenstoffkonzentrationen der Proben wurden mit einem Elementaranalysator (Elementar Analysensystem GmbH, Vario EL III) bestimmt. Die Proben wurden in einem Stickstoffstrom bei 900 °C in Kohlenstoffdioxid umgewandelt, das in einem Gaschromatographen (GC) getrennt und in einem Infrarotdetektor (IR) nachgewiesen wurde. Die Kohlenstoffkonzentrationen wurden aus der Peakfläche berechnet.



Abb. 1. Kohlenstoffkonzentrationen (mg C m⁻³) der Appendicularien, Ostracoden und Euphausiaceen im Vergleich zur Zeit (h) der Probenahme.

4. Ergebnisse

4.1 Wassersäulenparameter

Die typische Verteilung von Salzgehalt und Temperatur während der Winter- (März), Frühlings- (Mai) und Sommerfahrt (Juli) ist am Beispiel der Verankerungsposition am Barentssee-Kontinentalhang (BI-2) in Abb. 7 dargestellt.

Zwischen März und April wurde am Barentssee-Kontinentalhang eine typische Wintersituation vorgefunden. Das nordatlantische Wasser (NAW) reicht mit Temperaturen von ca. 4°C und Salzgehalten um 34,9-35,0 bis in eine Tiefe von 600 m. Darunter befindet sich das Norwegian Sea Deep Water (NSDW) mit einem Salzgehalt von 34,8 und einer Temperatur unter 0,4°C. Im Frühjahr wurde bis in eine Wassertiefe von etwa 550 m eine nahezu konstante Salinität von $S = 35$ gemessen. Die Temperatur an der Wasseroberfläche betrug 5°C mit einer ausgeprägten Thermokline in 60-80 m Tiefe. Im Sommer reichte das atlantische Wasser mit einem Salzgehalt von 35,0 bis in 100 m Tiefe. Darunter sank der Salzgehalt bis in 1500 m Wassertiefe auf Werte um 34,8. An der Oberfläche lagen die Temperaturen bei 7°C mit einer ausgeprägten Thermokline in etwa 25 bis 30 m Wassertiefe.

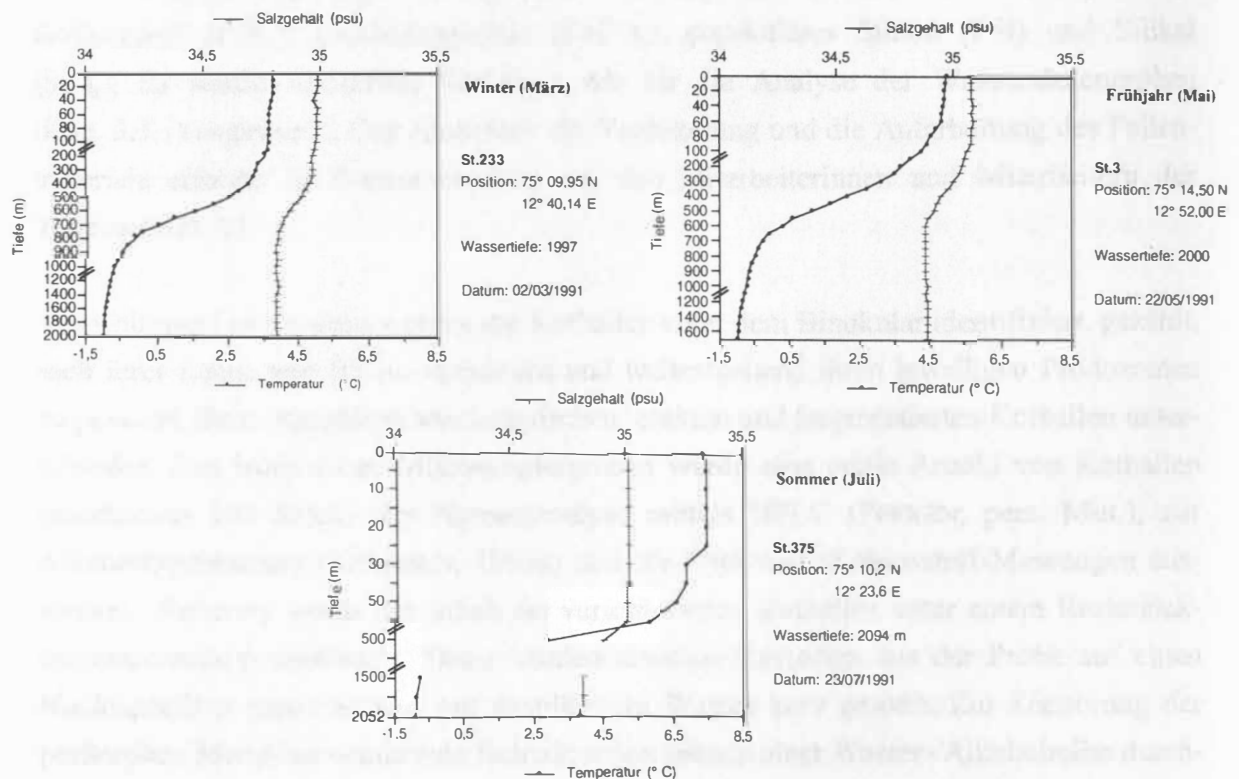


Abb. 7: Temperatur- und Salzgehaltsprofile an der Verankerungsposition BI-2 im Winter, Frühjahr und Sommer 1991.

Von der Winterausfahrt liegen für die Nährsalze Nitrat, Phosphat und Silikat keine Messergebnisse vor. Es ist davon auszugehen, daß es aufgrund der Winterstürme zu einer Durchmischung der Wassersäule bis in größere Tiefen kam, und somit ähnliche Nährsalzkonzentrationen vorlagen, wie sie im Frühjahr (Mai) noch in Wassertiefen >150 m gemessen wurden (Abb. 8). Oberhalb der Thermokline variieren im Frühjahr auf den Stationen 2, 3 und 5 die Nitratwerte zwischen 8 und 10 $\mu\text{mol l}^{-1}$; darunter ist eine deutliche Zunahme auf Werte um 12 $\mu\text{mol l}^{-1}$ zu verzeichnen. Ein ähnliches Muster ist auch im Silikatprofil wiederzufinden, mit Konzentrationen zwischen 4 und 5 $\mu\text{mol l}^{-1}$ oberhalb der Thermokline. Darunter ist eine kontinuierliche Zunahme bis auf 8 $\mu\text{mol l}^{-1}$ in einer Wassertiefe von 500 m zu verzeichnen. Die Phosphatkonzentration liegt an der Wasseroberfläche zwischen 0,6 und 0,8 $\mu\text{mol l}^{-1}$ und erreicht in 1000 m Wassertiefe Werte von 1,0 $\mu\text{mol l}^{-1}$ (Abb. 8).

Die Chlorophyllkonzentration, als Maß für den Phytoplanktonbestand, zeigt an den einzelnen Stationen unterschiedliche Werte zwischen 1,0 und 2,3 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ in den oberen 20 bis 75 m Wassertiefe, darunter fällt die Konzentration auf 0,04 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. Das Phytoplankton setzte sich unter anderem aus einigen Arten der Gattung *Chaetoceros* spp. zusammen; die Organismen wiesen jedoch einen schlechten physiologischen Zustand auf (JAKOBI, pers. Mitt.).

Im Sommer sind auf den Stationen 375, 400 und 436 (Abb. 9) oberhalb der Thermokline in 25 bis 30 m Wassertiefe noch vergleichsweise hohe Konzentrationen der Nährsalze Phosphat, Nitrat und Silikat anzutreffen: St. 375 mit 0,35, 5,00 bzw. 1,50 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Unterhalb 100 m Wassertiefe liegen die Nährsalze im Bereich der für dieses Seegebiet typischen Winterkonzentrationen.

Die Chlorophyllkonzentrationen der genannten Stationen liegen im Sommer an der Wasseroberfläche entsprechend bei 0,60, 1,06 und 1,27 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. In der Vertikalverteilung befinden sich die Chlorophyllmaxima der jeweiligen Stationen in Wassertiefen von 30 m, 10 m und 5 m und das, obwohl an der Oberfläche für die Primärproduktion noch ausreichend Nährsalze vorhanden waren.

Die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons war relativ homogen. *Chaetoceros* spp. und *Rhizosolenia* spp. waren die häufigsten Vertreter der Diatomeen. Daneben traten Dinoflagellaten der Gattung *Ceratium* und die Coccolithophoriden *Emiliania huxleyi* und *Coccolithus pelagicus* auf.



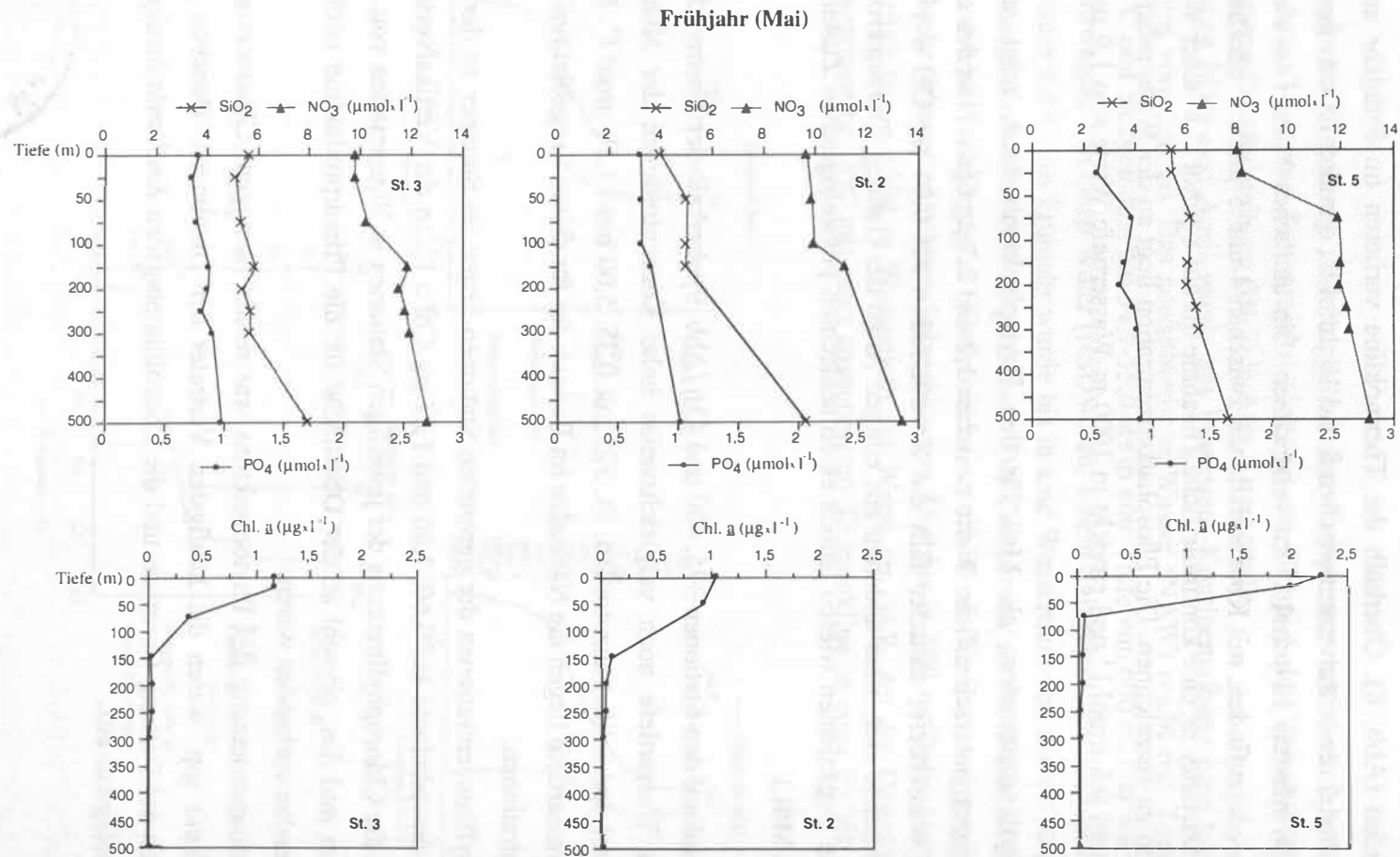


Abb. 8: Phosphat-, Nitrat-, Silikat- und Chlorophyll α - Profile im Frühjahr. Die Diagramme sind entsprechend der Lage der Stationen vom offenen Meer zum Schelf hin orientiert.

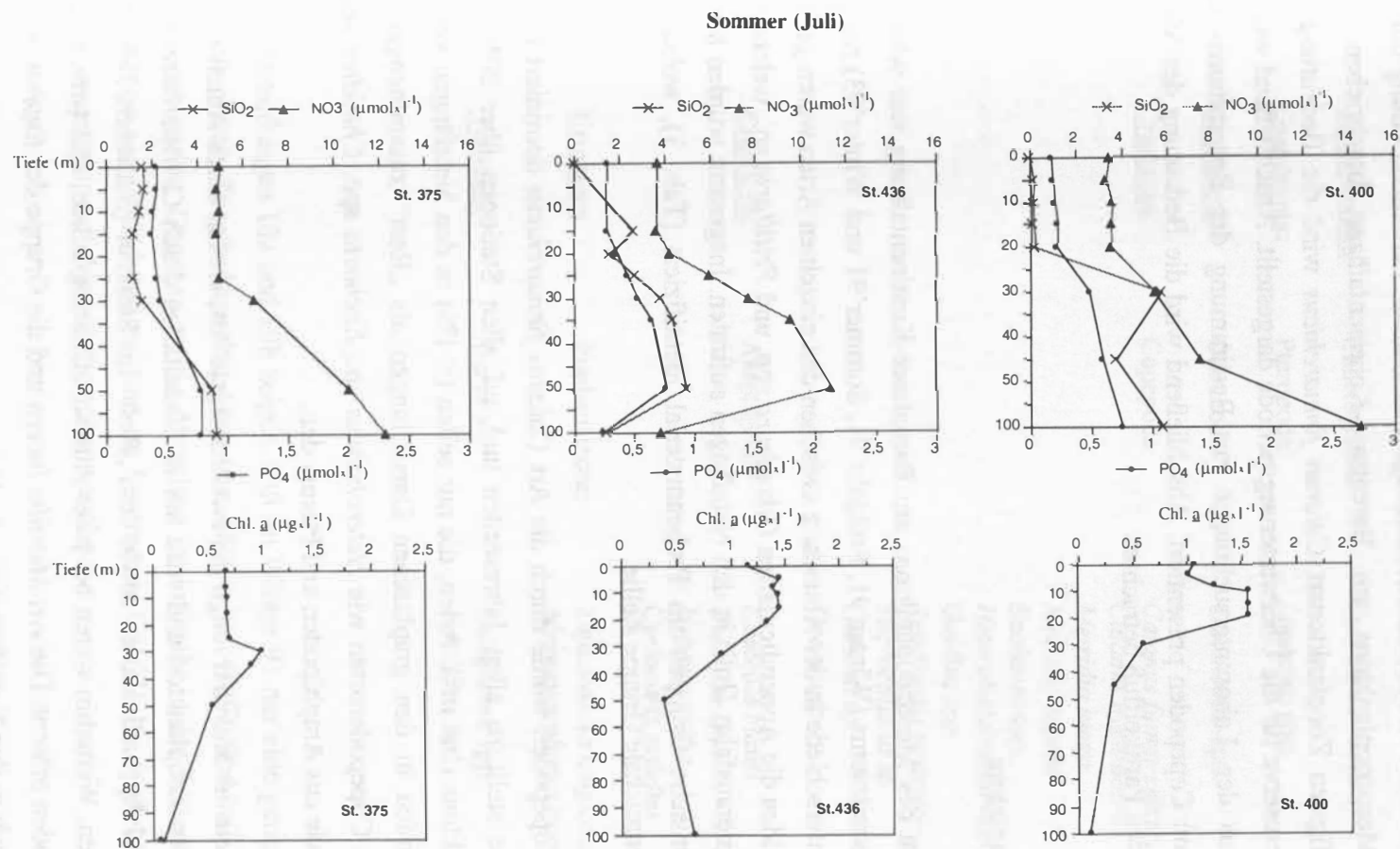


Abb. 9: Phosphat-, Nitrat-, Silikat- und Chlorophyll a - Profile im Sommer. Die Anordnung der Diagramme verläuft von der Fallenposition in Richtung des Schelfs.

4.2 Artenzusammensetzung und Saisonalverteilung des Mesozooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang

Im folgenden werden die Artenzusammensetzung, Saisonalität, Vertikalverteilung und die Biomasse des Mesozooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang beschrieben. Am Beispiel der häufigsten Zooplanktonart *Calanus finmarchicus* wird die Bedeutung der Lipide als Energiereserve für die Überwinterungsperiode dargestellt. Anschließend werden die Ergebnisse aus den Laboruntersuchungen zur Bestimmung der Respirations- und Exkretionsraten von Copepoden präsentiert. Abschließend wird die Bedeutung des Mesozooplanktons für den Partikelfluß betrachtet.

4.2.1 Zusammensetzung

Die Artendiversität des Mesozooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang war während des Untersuchungszeitraums (Winter'91, Frühjahr'91, Sommer'91 und Winter'93) nahezu gleichbleibend. Unterschiede in der Abundanz zwischen den einzelnen Arten waren gering. Eine Ausnahme bilden die Appendicularien *Oikopleura* spp. und *Fritillaria* sp., welche nur während der Sommerausfahrt (Juli) in den Netzfängen auftraten. Insgesamt wurden 8 verschiedene taxonomische Gruppen im Probenmaterial identifiziert (Tab. 3), wobei die *Calanoida* die artenreichste Gruppe stellte.

Die Gruppe der Copepoden wurde durch die Art *Calanus finmarchicus* dominiert (Abb. 10a und 10b). Sie stellt zu allen Jahreszeiten und auf allen Stationen über 80% des gesamten Zooplanktons (Ind m⁻²). Arten, die nur selten (< 1%) in den Netzfängen vorzufinden waren, wurden in den graphischen Darstellungen als „Rest“ zusammengefaßt. Dieser besteht aus Copepodenarten wie *Heterohabdus* sp., *Euchaeta* spp, *Chiridius* spp., *Aetideopsis* sp. sowie aus Amphipoden und Pteropoden.

Nach *C. finmarchicus* ist *Metridia longa* die zweithäufigste Art; sie hat einen Anteil von 1 bis 6% am gesamten Zooplankton und wird nur in Einzelfällen durch *C. hyperboreus* im Frühjahr (St. 3) und Appendicularien sowie dem „Rest“ im Sommer (Stationen 375, 400 und 422) übertroffen. Weiterhin waren bei jeder Ausfahrt Chaetognathen, und vorwiegend im Winter, Ostracoden präsent. Die Art *Metridia lucens* und die Gruppe der *Euphausiacea* wurden nur vereinzelt in den Netzfängen angetroffen.

Tab. 3: Zusammensetzung des Mesozooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang

<u>Hydrozoa:</u>	Trachylea:	<i>Aglantha digitale</i>
<u>Chaetognatha:</u>	Chaetognatha:	<i>Eukrohnia hamata</i>
<u>Gastropoda:</u>	Pteropoda:	<i>Limacina</i> spp.
<u>Crustacea:</u>	Ostracoda:	<i>Conchoecis</i> spp.
<u>Crustacea:</u>	Copepoda:	<i>Calanus finmarchicus</i> <i>Calanus hyperboreus</i> <i>Metridia longa</i> <i>Metridia lucens</i> <i>Euchaeta</i> spp. <i>Heterohabdus norvegicus</i> <i>Gaidius</i> spp. <i>Aetidiopsis rostrata</i> <i>Microcalanus</i> sp. <i>Oithona</i> sp. <i>Oncaea</i> sp.
<u>Crustacea:</u>	Amphipoda:	<i>Lanceola clausi</i> <i>Themisto</i> spp. <i>Hyperia galba</i> <i>Cyclocaris gzilelmi</i>
<u>Crustacea:</u>	Euphausiacea:	<i>Thysanoessa longicaudata</i> <i>Meganctiphanes norvegica</i>
<u>Tunicata:</u>	Larvacea:	<i>Oikopleura</i> spp. <i>Fritillaria</i> sp.

Die Abbildungen 10a und 10b zeigen, daß im Winter'91 nur eine geringe Heterogenität in der absoluten Zooplanktonabundanz von 38024 bis 40176 Ind m⁻² auf den beprobten Stationen vorlag. Dagegen ist die Abundanz im Frühjahr in der Wassertiefe von 0-1000 m mit 42664 bis 194263 Ind m⁻² und im Sommer mit 51076 bis 104844 Ind m⁻² durch eine stärkere „patchiness“-Verteilung gekennzeichnet.

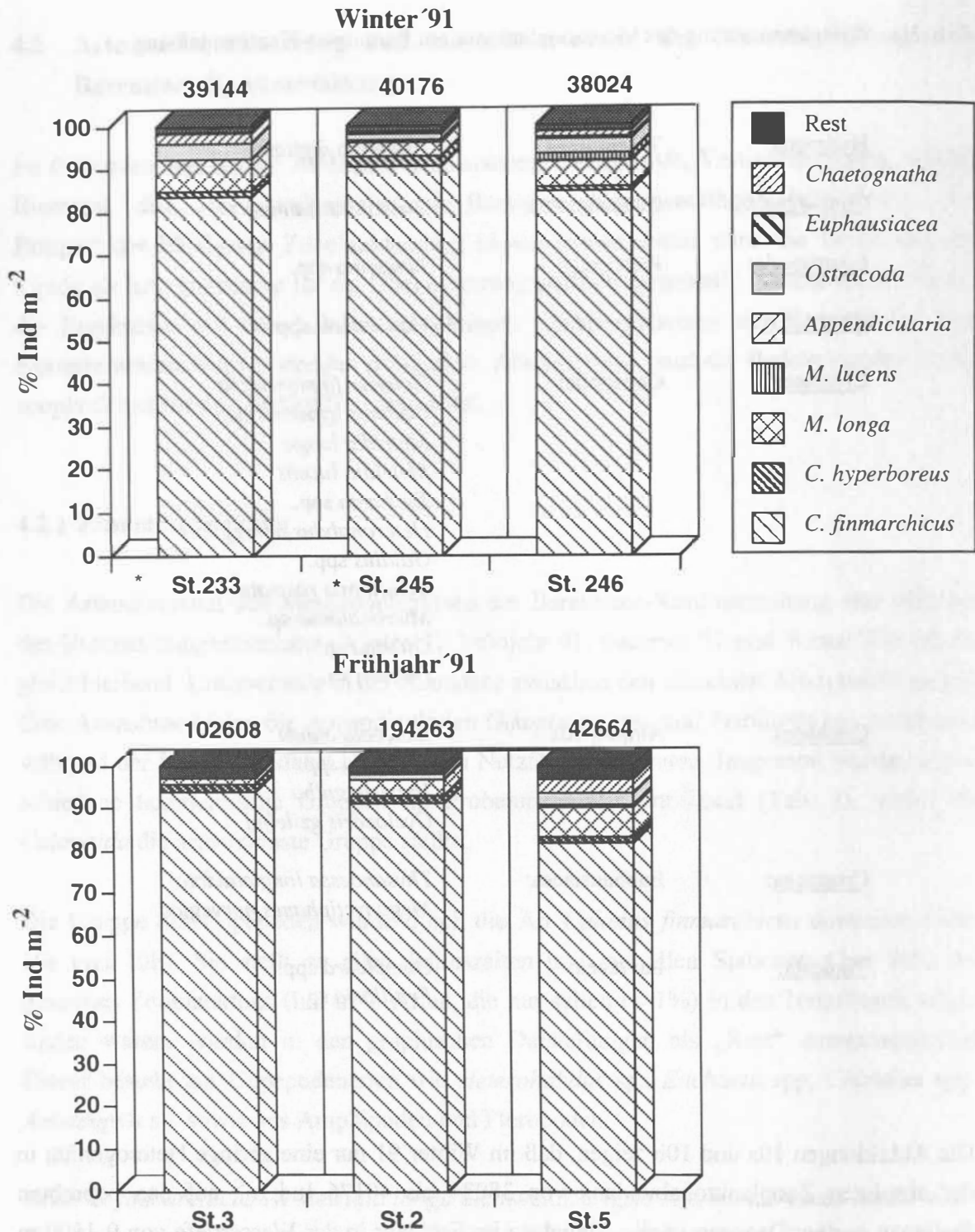


Abb. 10a: Prozentuale Zusammensetzung des Mesozooplanktons im Tiefenintervall von 0 m bis 1000 m im Winter'91 und Frühjahr'91. Den mit einem Stern gekennzeichneten Stationen liegen andere Fangintervalle zugrunde (St. 233: 300-1000 m; St. 245: 0 m bis 1300 m). Die Zahl über dem Stapelbalken entspricht der absoluten Mesozooplanktonabundanz der beprobten Wassersäule.

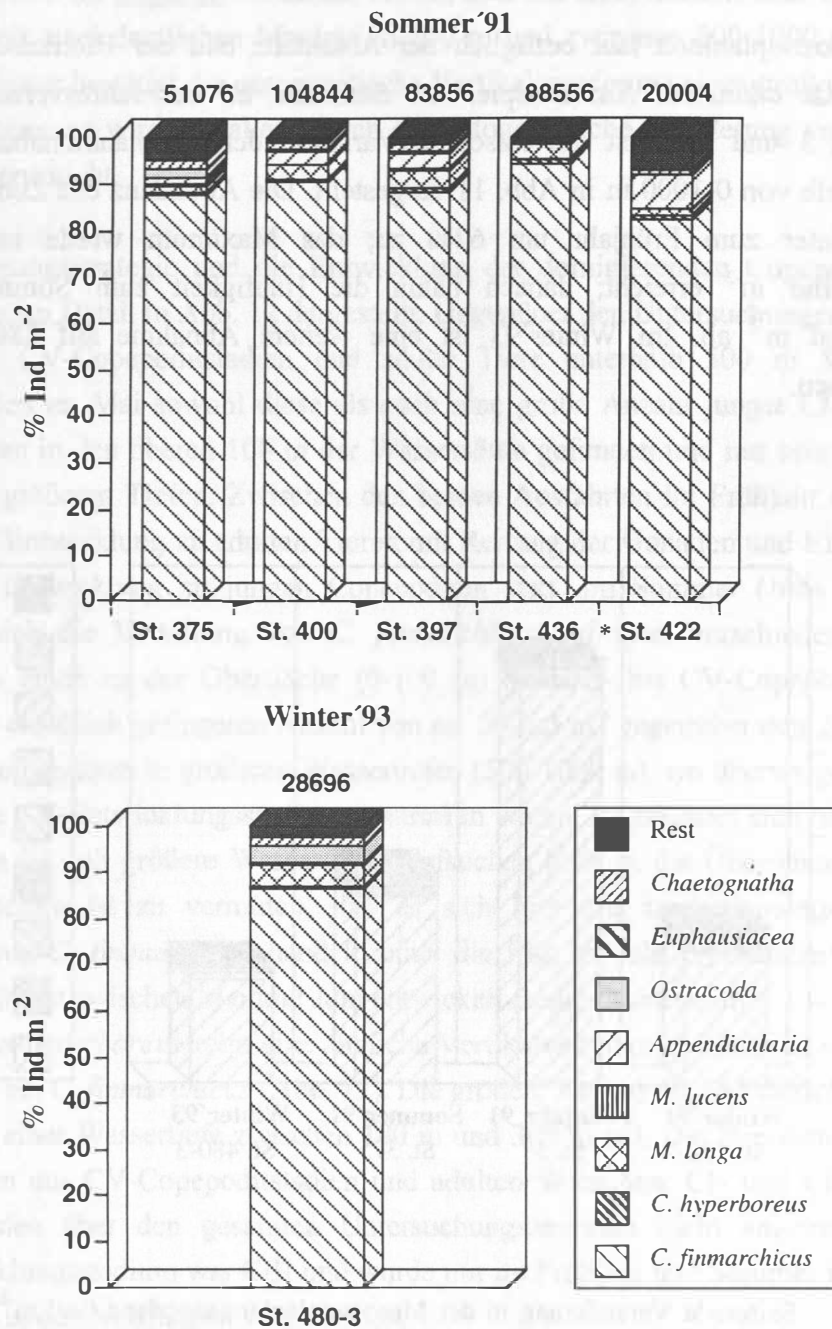


Abb. 10b: Prozentuale Zusammensetzung des Mesozooplanktons im Tiefenintervall von 0 m bis 1000 m im Sommer '91 und Winter '93. Der Station, die mit einem Stern gekennzeichnet ist, liegen andere Fangintervalle zugrunde (St. 422: 0-300 m). Die Zahl über dem Stapelbalken entspricht der absoluten Mesozooplanktonabundanz in der beprobten Wassersäule.

4.2.2 Saisonalverteilung

Das Mesozooplankton läßt bezüglich der Abundanz und der Biomasse eine deutliche Saisonalität erkennen. Am Beispiel der Stationen an der Jahresverankerungsposition (St. 233, 3 und 375) ist die saisonale Variation der Zooplanktonabundanz über die Wassertiefe von 0-1000 m in Abb. 11 dargestellt. Die Abundanz des Zooplanktons nahm vom Winter zum Frühjahr um 62% zu; das Maximum wurde im Frühjahr mit 102608 Ind m⁻² erreicht; danach nahm die Häufigkeit zum Sommer wieder auf 51076 Ind m⁻² ab. Im Winter'93 ist eine weitere Abnahme auf 28696 Ind m⁻² zu verzeichnen.

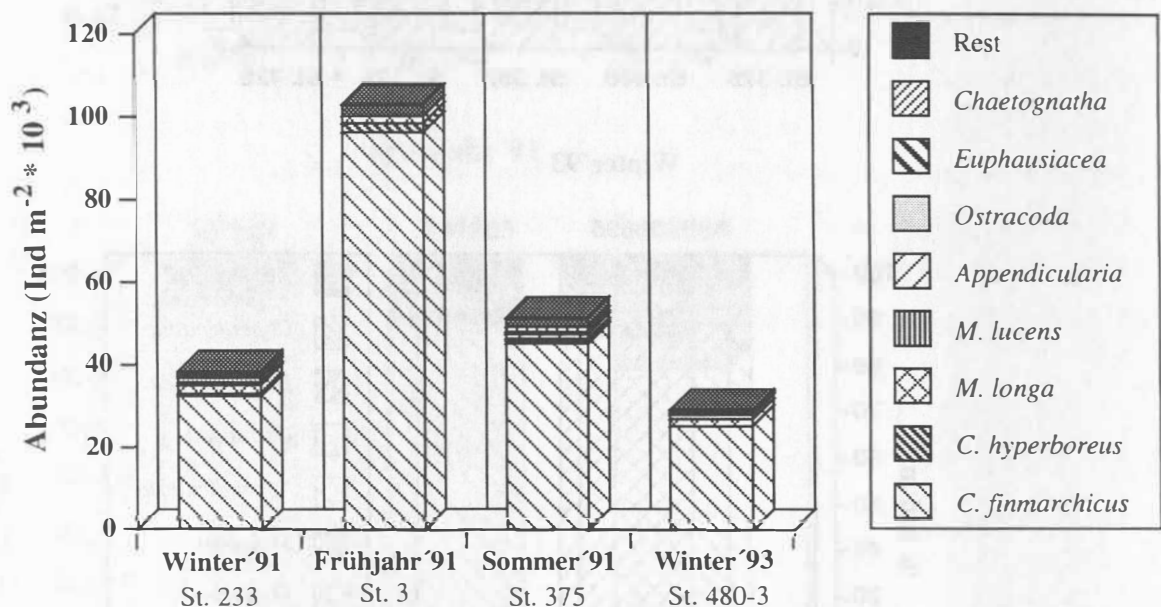


Abb. 11: Saisonale Veränderung in der Mesozooplanktonabundanz (Ind m⁻²) am Beispiel der Verankerungsposition BI-2.

Während der Winterfahrt (März) konzentrierte sich das Zooplankton in Wassertiefen unterhalb 300 m; lediglich 10% des Bestandes hielten sich in der darüberliegenden Wassersäule auf. Deutlich wird dies durch die geringen Unterschiede in der Individuenzahl der Netzfänge (Abb. 10a) von 300 bis 1000 m (St. 233) und von 0 bis 1000 m (St. 246). Zum Frühjahr wandern alle Zooplanktonarten aus der Tiefe an die Wasseroberfläche.

Gegenüber der Wintersaison sind über 70% aller Tiere oberhalb einer Wassertiefe von 200 m konzentriert. Im Sommer wiederum verteilt sich das Zooplankton über die gesamte Wassersäule, mit zwei deutlichen Maxima in 200 m und zwischen 500-1000 m Wassertiefe. Dieses Muster bestätigt die ontogenetische Vertikalwanderung eines großen Teils des Mesozooplanktons; es wird vor allem durch die ontogenetische Wanderung von *Calanus finmarchicus* verursacht.

Die Überwinterungsstrategie und die Entwicklung der dominierenden Copepodenart *C. finmarchicus* ist im Detail in Abb. 12 dargestellt. Gegenüber den Untersuchungen im März, wo CIV- und CV-Copepoditstadien und adulte Tiere unterhalb 500 m Wassertiefe auftraten, wurden im Mai sowohl diese als auch eine große Anzahl junger CI- bis CIV-Copepoditstadien in den oberen 100 m der Wassersäule gefunden und nur sehr vereinzelt CV-Stadien in größeren Tiefen. Zwischen den beiden Ausfahrten im Frühjahr (März und Mai) fand eine Entwicklung zu adulten Tieren mit Reifung der Gonaden und Eiablage mit nachfolgender Entwicklung zu jungen Copepoditen statt. Im Sommer (Juli) wiederum konzentrierte sich die Verteilung von *C. finmarchicus* auf zwei verschiedene Tiefenintervalle: zum einen an der Oberfläche (0-100 m) mit CII- bis CV-Copepoditstadien, jedoch in einer erheblich geringeren Anzahl von ca. 50 Ind m⁻³ gegenüber den 200 Ind m⁻³ im Frühjahr, zum anderen in größeren Wassertiefen (500-1000 m), wo überwiegend weiter fortgeschrittene CV-Entwicklungsstadien anzutreffen waren. Es zeichnet sich hier ab, daß die Tiere schon im Juli größere Wassertiefen aufsuchen bzw. in die Überwinterungstiefe wandern. Weiterhin ist zu vermuten, daß es sich hier um zwei Populationen oder Generationen von *C. finmarchicus* handelt: eine, die früh im Jahr reproduziert und eine weitere, die sich erst zwischen Mai und Juni entwickelt (siehe Diskussion).

Die Art *Calanus hyperboreus* zeigt eine ähnliche Vertikalverteilung, jedoch ist sie nicht so ausgeprägt wie bei *C. finmarchicus* (Abb. 13). Die größere Anzahl der Individuen hielt sich im Frühjahr in einer Wassertiefe zwischen 100 m und 300 m auf. Die Population bestand im wesentlichen aus CV-Copepoditstadien und adulten Weibchen. CI- und CII-Copepoditstadien wurden über den gesamten Untersuchungszeitraum nicht angetroffen. Das jüngste Entwicklungsstadium war CIII und wurde nur im Frühjahr und Sommer in geringer Individuenzahl in den Netzfängen vorgefunden.

Im Gegensatz zu den beiden *Calanus* Arten wurde bei *Metridia longa* keine ontogenetische Wanderung beobachtet. Schon im Winter wurden adulte Weibchen und CII- und CV-Copepoditen in den oberen 100 m der Wassersäule angetroffen (Abb. 14). Zugleich wurden in großen Wassertiefen (500-1000 m) alle Entwicklungsstadien von CI bis CV sowie adulte Weibchen und Männchen vorgefunden. Im Frühjahr und Sommer hielt sich die Population unterhalb von 100 m Wassertiefe auf.

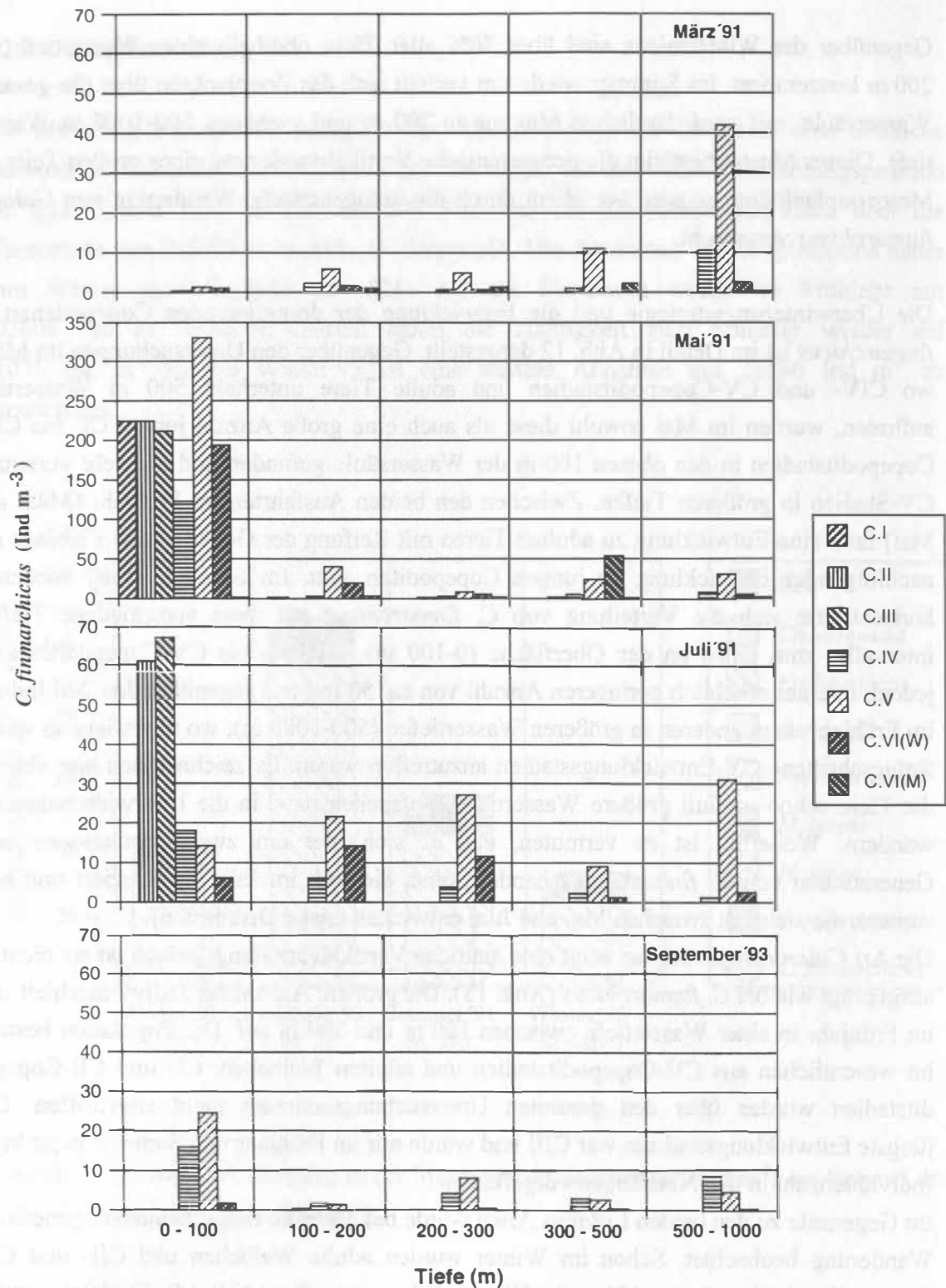


Abb. 12: Saisonale Vertikalverteilung der CI- bis CV-Copepoditstadien und Adulten von *C. finmarchicus* am Beispiel der Verankerungsposition BI-2 in Winter'91, Frühjahr'91, Sommer'91 und Winter'93. Der unterschiedliche Ordinatenmaßstab im Frühjahr-Diagramm (Mai'91) ist zu beachten.

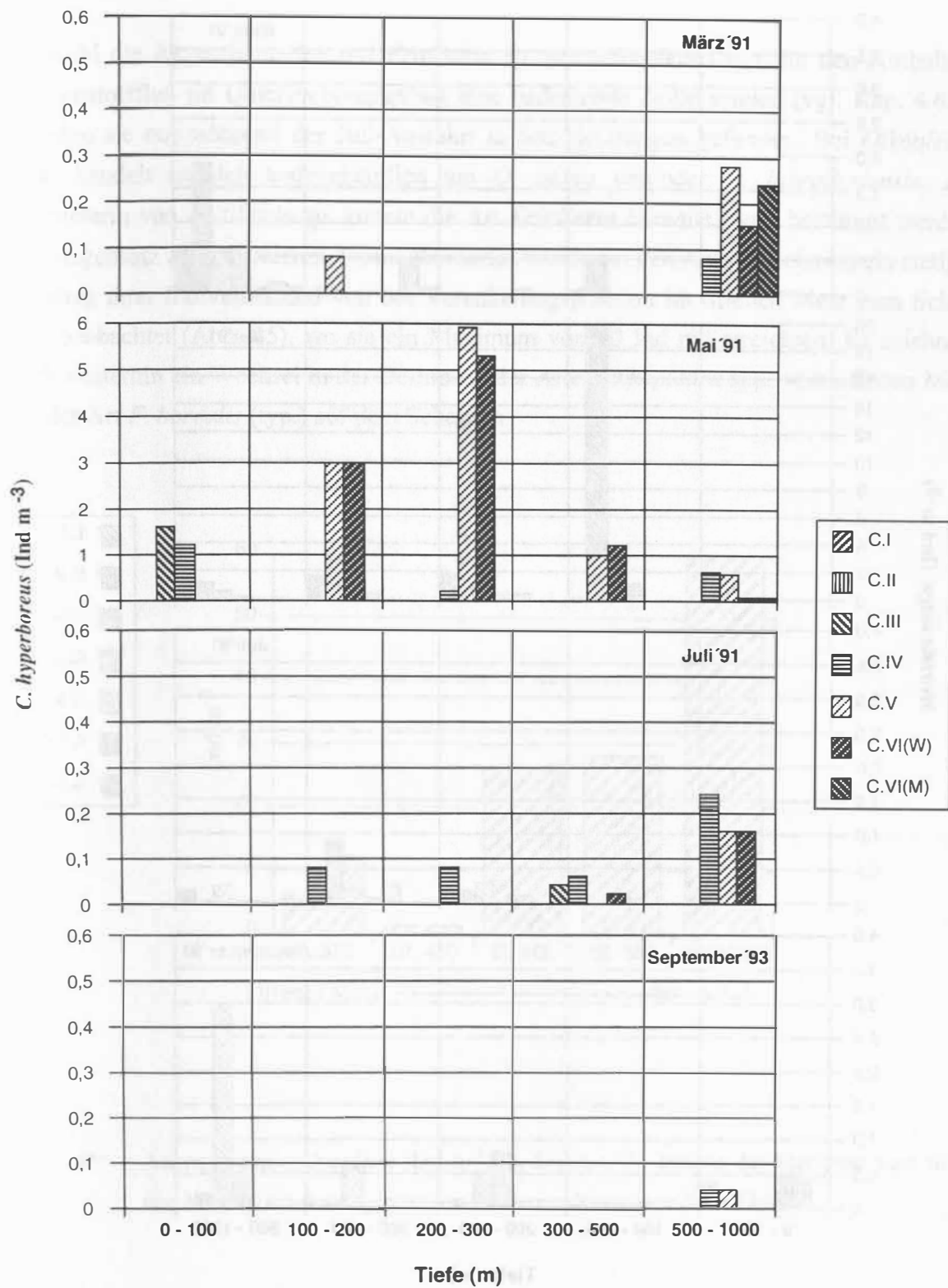


Abb. 13: Saisonale Vertikalverteilung der Art *C. hyperboreus* am Beispiel der Verankerungsposition BI-2. Der unterschiedliche Ordinatenmaßstab im Frühjahr-Diagramm (Mai '91) ist zu beachten.

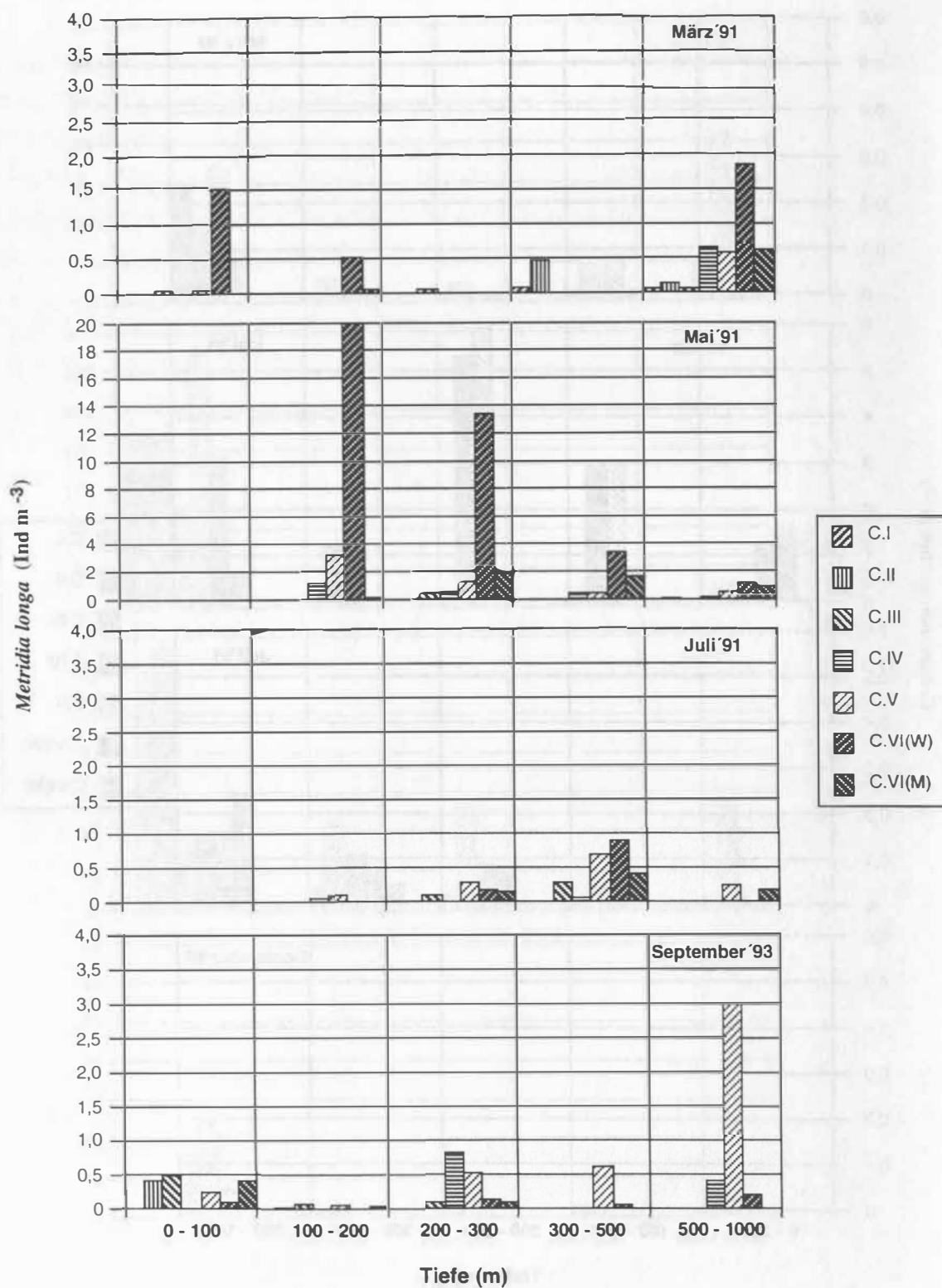


Abb. 14: Saisonale Vertikalverteilung von *Metridia longa* am Beispiel der Verankerungsposition BI-2. Der unterschiedliche Ordinatenmaßstab im Frühjahr-Diagramm (Mai '91) ist zu beachten.

Obwohl die Appendicularien mit *Fritillaria* sp. und *Oikopleura* spp. für den Kohlenstofffluß im Untersuchungsgebiet eine bedeutende Rolle spielen (vgl. Kap. 4.6.1), wurden sie nur während der Juli-Ausfahrt in den Netzfängen gefunden. Bei *Oikopleura* spp. handelt es sich wahrscheinlich um *O. parva* und/oder *O. labradoriensis*. Als Vertreterin von *Fritillaria* sp. konnte die Art *Fritillaria borealis* (typ.) bestimmt werden. Im Gegensatz zu den anderen Zooplanktonarten wurde bei den Appendicularien ein stetiger Anstieg ihrer Individuenzahl von der Verankerungsposition im offenen Meer zum Schelf hin beobachtet (Abb. 15), wo sie ein Maximum von 60 Ind m⁻³ erreichten. Es zeichnete sich weiterhin ein Wechsel in der Dominanz der Arten *Oikopleura* spp. vom offenen Meer zu der Art *F. borealis* (typ.) auf dem Schelf ab.

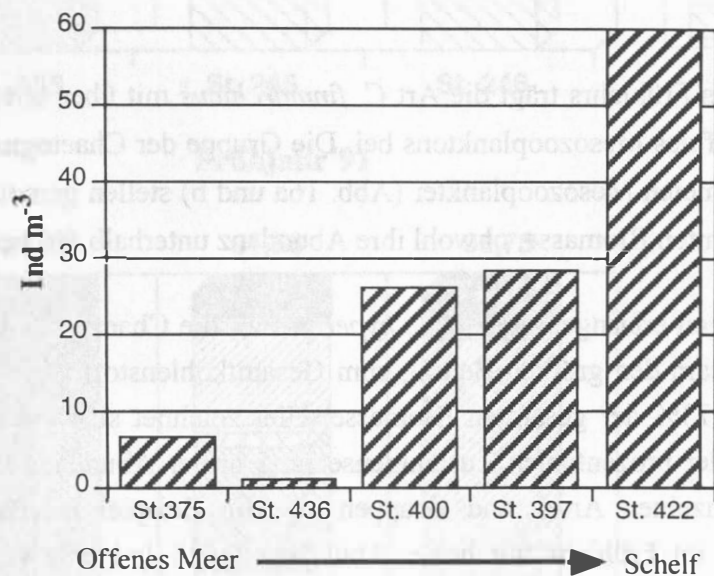


Abb. 15: Appendicularienabundanz (Ind m⁻³) im Sommer'91 entlang der Stationen vom offenen Meer (Verankerungsposition BI-2) zum Barentssee-Schelf hin.

4.3 Trockengewicht- und Kohlenstoffmessungen

In diesem Abschnitt wird zunächst der prozentuale Anteil der einzelnen Arten und Gruppen des Mesozooplanktons an der Gesamtbiomasse (mg C m^{-3}) zu den verschiedenen Jahreszeiten dargestellt. Im zweiten Teil wird die Saisonalität im Kohlenstoffgehalt- und Trockengewichts-Verhältnis einzelner Zooplanktonarten und ihrer Entwicklungsstadien beschrieben.

Der Bereich der saisonalen Schwankung in der Biomasse des Mesozooplanktons am Barentssee-Kontinentalhang liegt zwischen 21,16 und 137,88 mg C m^{-3} (Abb. 16a und b). Der extrem hohe Wert der Biomasse im Winter'91 auf Station 245 ist auf ein größeres Fangintervall (0-1300 m) gegenüber den anderen Stationen (0-1000 m bzw. 300-1000 m) zurückzuführen.

Mit Ausnahme des Frühjahrs trägt die Art *C. finmarchicus* mit über 60% wesentlich zum Gesamtkohlenstoff des Mesozooplanktons bei. Die Gruppe der Chaetognathen und die der als „Rest“ bezeichneten Mesozooplankter (Abb. 16a und b) stellen gemeinsam zwischen 5 und 37% der gesamten Biomasse, obwohl ihre Abundanz unterhalb 6% liegt.

Im Frühjahr dagegen erbringen die Art *C. hyperboreus*, die Chaetognathen und die „Rest-Fraktion“ gemeinsam den größten Beitrag zum Gesamtkohlenstoff (Abb. 16a). Sie bilden zwischen 50 und 73% der gesamten Biomasse. Hier zeichnet sich ein deutlicher Unterschied zwischen der prozentualen Zusammensetzung in der Abundanz und dem Kohlenstoffanteil der einzelnen Arten und Gruppen ab. Ein Beispiel hierfür ist die Art *C. finmarchicus*, die im Frühjahr mit hoher Abundanz (1516 Ind m^{-3}) vertreten ist, deren Kohlenstoffanteil jedoch mit maximal 43 mg C m^{-3} nur 50% der gesamten Biomasse ausmacht. Ein ähnliches Ergebnis zeigt sich auch für die Art *Metridia longa*, die als zweithäufigste Art nicht mehr als 5% zur gesamten Biomasse beisteuert. Ferner sind zwischen den einzelnen Stationen deutliche Unterschiede im prozentualen Kohlenstoffanteil der einzelnen Zooplanktongruppen und -arten am Gesamtkohlenstoff zu verzeichnen, obwohl die Stationen höchstens 1 Grad auseinander lagen und die Probenahme maximal im Abstand von fünf Tagen erfolgte.

Einen anderen Aspekt bezüglich des Kohlenstoffgehalts liefert die Gruppe der Appendicularien (Abb. 16b). Im Gegensatz zu ihrer Abundanz im Sommer (Abb. 15) ist ihr Beitrag zum Gesamtkohlenstoff mit maximal 0,4 mg C m^{-3} nur unwesentlich. Im Kohlenstoffpartikelfluß zeigt sich jedoch, daß ihre Kotballen quantitativ den größten Stellenwert einnehmen (siehe Kap. 4.6.1).

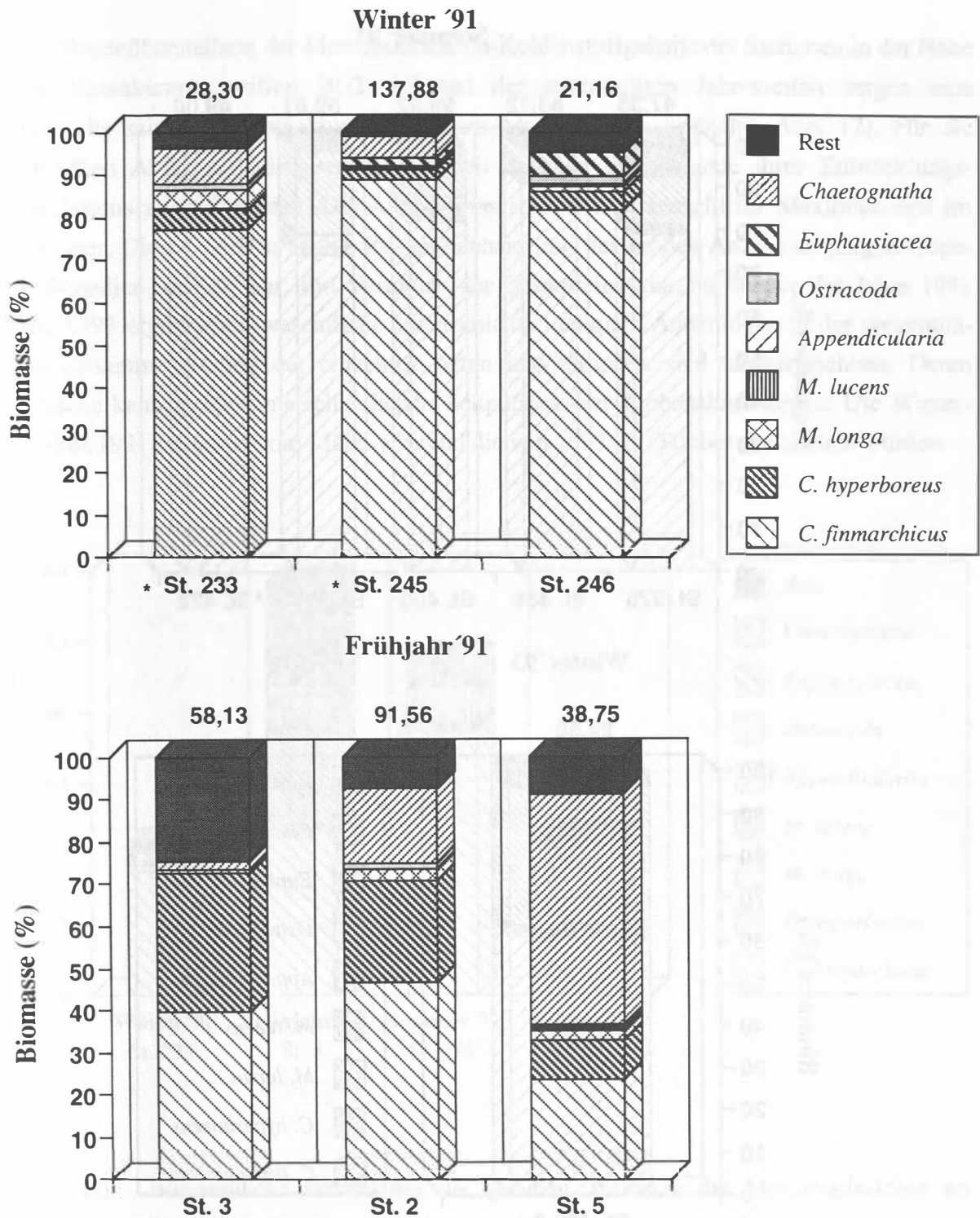


Abb. 16a: Prozentualer Kohlenstoffanteil der einzelnen Mesozooplanktongruppen und -arten über die Wassertiefe von 0-1000 m im Winter und Frühjahr '91. Die Stationen, denen andere Fangintervalle zugrunde liegen, sind mit einem Stern gekennzeichnet (St. 233: 300-1000 m; St. 245: 0-1300 m). Die Zahl über dem Stapelbalken entspricht dem absoluten Mesozooplankton-Kohlenstoffgehalt in mg C m^{-3} .

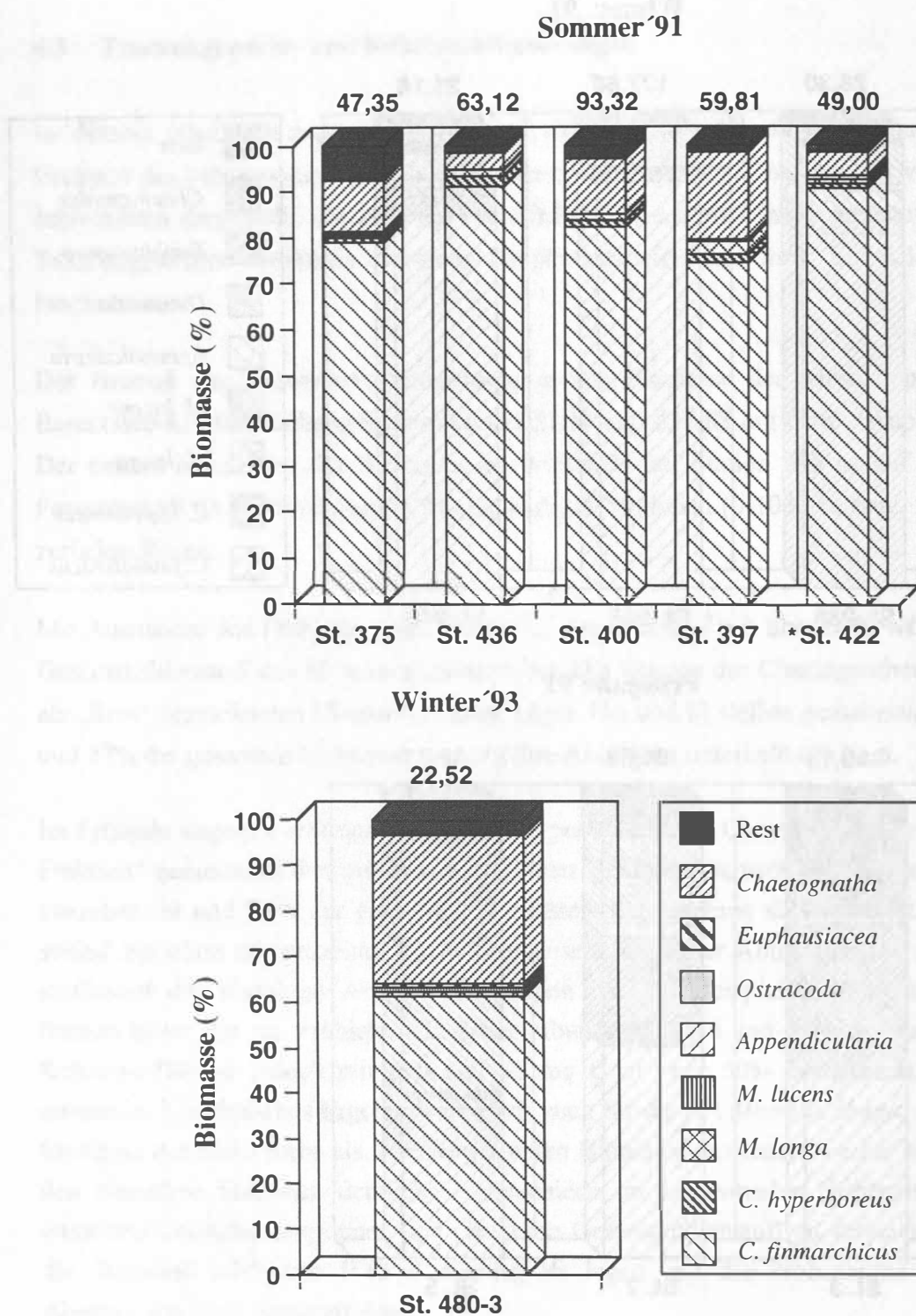


Abb. 16b: Prozentualer Kohlenstoffanteil der einzelnen Mesozooplanktongruppen und -arten über die Wassertiefe von 0-1000 m im Sommer '91 und Winter '93. Der Station 422 liegen andere Fangintervalle zugrunde (0-300 m). Die Zahl über dem Stapelbalken entspricht dem absoluten Mesozooplankton-Kohlenstoffgehalt in mg C m^{-3} .

Die Gegenüberstellung der Mesozooplankton-Kohlenstoffgehalte der Stationen in der Nähe der Verankerungsposition BI-2 während der untersuchten Jahreszeiten zeigen eine deutliche saisonale Entwicklung mit einem Maximum im Frühjahr (Abb. 17). Für die einzelnen Arten und Gruppen sind jedoch zeitliche Unterschiede ihres Entwicklungsmaximums zu verzeichnen. Die Art *C. finmarchicus* z.B. erreicht ihr Maximum erst im Sommer. Dieses steht in engem Zusammenhang mit der großen Anzahl an jungen Copepoditstadien im Frühjahr. Ein Vergleich der Gesamtbiomasse im Winter der Jahre 1991 und 1993 ergibt keine wesentlichen Unterschiede. Lediglich Änderungen in der prozentualen Zusammensetzung der einzelnen Arten und Gruppen sind zu verzeichnen. Deren Ursache kann in den unterschiedlichen Zeitpunkten der Probenahme liegen. Die Winterproben 1991 stammen vom März, während die von 1993 im Oktober genommen wurden.

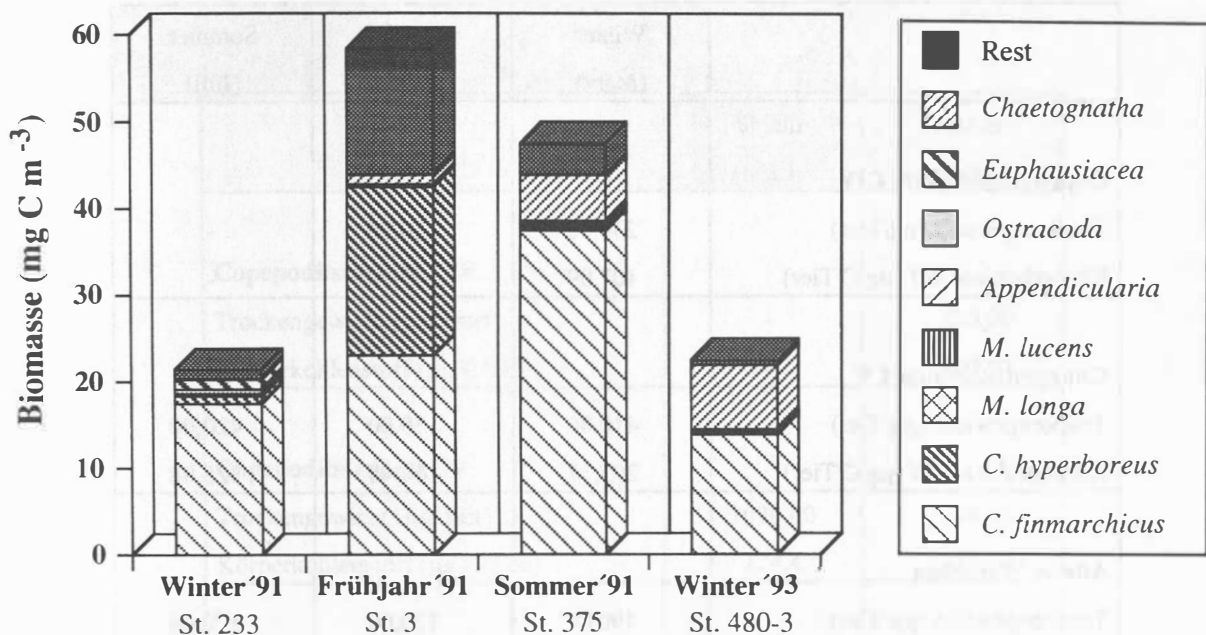


Abb. 17: Jahreszeitliche Entwicklung der gesamten Biomasse des Mesozooplanktons am Beispiel der Stationen in der Nähe der Verankerungsposition BI-2.

In Tabelle 4 sind die mittleren Trockengewichte und Kohlenstoffgehalte von CIV- und CV-Copepoditstadien sowie von adulten Weibchen und Männchen der Art *C. finmarchicus* zu verschiedenen Jahreszeiten dargestellt. Bei allen Entwicklungsstadien werden die geringsten Trockengewicht- und Kohlenstoffwerte im Frühjahr (Mai) vorgefunden. Die

CIV- und CV-Copepoditstadien zeigen bezogen auf die Winterwerte eine Abnahme des Trockengewichts zum Frühjahr um 65% bzw. 63%. Parallel dazu verringert sich auch der Kohlenstoffgehalt um 70% bzw. 64%. In gleicher Weise ist bei den adulten Weibchen gegenüber dem Winter eine Abnahme ihres Trockengewichts zum Frühjahr um 65% und ihres Kohlenstoffgehalts um 76% zu verzeichnen. Bis Ende Juli (Sommer) erreichen die CV-Copepoditstadien und die adulten Weibchen von *C. finmarchicus* durch Nahrungsaufnahme ähnlich hohe Körperkohlenstoffgehalte und Trockengewichte wie im März (Tab. 4).

Tab. 4: Saisonal Vergleich von Trockengewicht- und Körperkohlenstoffgehalt bei *Calanus finmarchicus* CIV- und CV- Copepoditstadien sowie adulten Weibchen und Männchen.

	Winter (März)	Frühjahr (Mai)	Sommer (Juli)
Copepoditstadium CIV			
Trockengewicht (µg/Tier)	230,00	80,00	-
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	107,09	32,38	-
Copepoditstadium CV			
Trockengewicht (µg/Tier)	410,00	150,00	420,00
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	293,17	104,48	325,88
Adulte Weibchen			
Trockengewicht (µg/Tier)	490,00	170,00	370,00
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	234,35	56,19	180,54
Adulte Männchen			
Trockengewicht (µg /Tier)	-	270,00	-
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	-	41,65	-

In der Übergangsperiode vom Frühjahr zum Sommer wird ebenerfalls ein Anstieg des Körperkohlenstoffgehalts und des Trockengewichts der adulten Weibchen von *Metridia longa* gemessen. Die Werte nehmen von 40 auf 172 µg C/Tier bzw. von 200 auf

400 µg/Tier zu. Bei dieser Art hängt die Zunahme jedoch eher mit der Reifung der Gonaden als mit den Aufbau von Reserven für eine Überwinterung zusammen.

Die arktische Art *C. hyperboreus* zeigt gegenüber den oben genannten Zooplankter keinen einheitlichen Trend im Trockengewicht und Kohlenstoffgehalt der Tiere zwischen Frühjahr und Sommer (Tab. 5). Während zwischen den einzelnen Ausfahrten für CV-Copepoditstadien dieser Art der Kohlenstoffgehalt vom Frühjahr zum Sommer um 124% zunimmt, ergibt sich bei den adulten Weibchen für den gleichen Zeitraum eine Abnahme von 20%. Sowohl die CV-Copepoditstadien, als auch die adulten Weibchen von *C. hyperboreus* zeigen im Frühjahr, gemessen an deren Trockengewicht, sehr niedrige Kohlenstoffgehalte.

Tab. 5: Saisonaler Vergleich von Trockengewicht zu Körperkohlenstoffgehalt bei *Calanus hyperboreus* CIV- und CV-Copepoditstadien, adulten Weibchen und Männchen.

	Frühjahr (Mai)	Sommer (Juli)
Copepoditstadium CIV		
Trockengewicht (µg/Tier)	-	520,00
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	-	309,92
Copepoditstadium CV		
Trockengewicht (µg/Tier)	1070,00	750,00
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	124,42	278,68
Adulte Weibchen		
Trockengewicht (µg/Tier)	2430,00	2220,00
Körperkohlenstoff (µg C/Tier)	846,42	681,61

Unter allen Calanoiden verfügt die Art *Euchaeta* spp. mit 1099,24 µg C/Tier im Frühjahr und 2264,62 µg C/Tier im Sommer über die höchsten Körperkohlenstoffgehalte. Zugleich ist auch bei dieser Art ein saisonaler Einfluß bei der Zunahme des Kohlenstoffgehalts ersichtlich, obwohl es sich hier nicht um eine ausgesprochen herbivore Art handelt. Diese Art ist vielmehr als carnivor anzusprechen und daher ist sie zur Erhaltung bzw. zum Aufbau ihres Körperkohlenstoffs nicht direkt von der Frühjahrsblüte abhängig.

Andere carnivore Arten, wie zum Beispiel die Chaetognathen, zeigen im Gegensatz zu *Euchaeta* spp. eine Abnahme im Körperkohlenstoffgehalt von 2349 $\mu\text{g C/Tier}$ im Frühjahr auf 1822 $\mu\text{g C/Tier}$ im Sommer.

4.4 Gesamtlipidgehalt unter besonderer Berücksichtigung der calanoiden Copepoden

Zunächst werden die Ergebnisse der Lipidmessungen im Detail für die Art *C. finmarchicus* vorgestellt.

In Abbildung 18 ist der Gesamtlipidgehalt sowie der prozentuale Lipidanteil am Trockengewicht für CV-Copepoditstadien und adulte Weibchen dargestellt. Beide zeigen eine gleichsinnig zum Trockengewicht und Kohlenstoffgehalt verlaufende saisonale Abhängigkeit. Die Lipidmessungen ergeben ein Maximum von 255,5 $\mu\text{g Lipid/Tier}$ im Winter'91 (März) und ein Minimum von 56,4 $\mu\text{g Lipid/Tier}$ im Frühjahr (Mai).

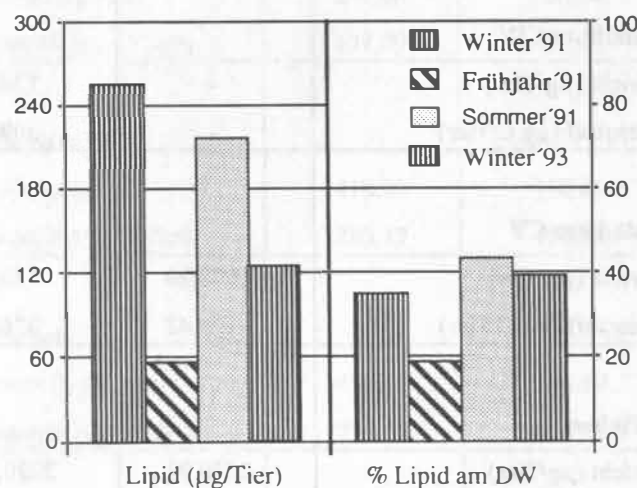


Abb. 18: Saisonale Schwankungen der durchschnittlichen Lipidwerte und deren prozentualer Anteil am Trockengewicht bei *C. finmarchicus*.

Dieser Lipidverlust im Frühjahr wird zum Sommer (Juli) mit 216,2 $\mu\text{g Lipid/Tier}$ annähernd ausgeglichen. Im Gegensatz zu den Winterwerten'93, die auf einer Serie von 17

Messungen beruhen, stammt der Winterwert'91 aus einer einzelnen Messung von 100 Tieren. Dieser wurde, unter dem Vorbehalt, daß es sich hier um eine Überschätzung des tatsächlichen durchschnittlichen Lipidwertes handeln könnte, in die Auswertungen miteinbezogen. Es zeigt sich, daß dieser extrem hohe Lipidwert im Winter'91 nur 35,17% des Trockengewichts ausmacht. Unter der Annahme, daß der Lipidanteil von 39% am Trockengewicht im Winter'93 (September) in etwa dem entsprechen würde, wie er auch für denselben Monat im Jahr 1991 zu messen war, würde dies bedeuten, daß es nur zu einem geringen Verbrauch der Lipidreserven während der Überwinterungsmonate vor dem Frühljahrsaufstieg gekommen ist. Gegenüber den absoluten Lipidwerten sind die Schwankungen zwischen Wintermaximum und Frühljahrsminimum des prozentualen Lipidanteils am Trockengewicht mit ca. 23% weit geringer.

Bei der Art *C. hyperboreus* können differenzierte Aussagen über Körpergewicht und Lipidgehalt nur für die Frühljahrsperiode (Mai) gemacht werden, da diese Art im Winter (September und März) nicht und im Sommer (Juli) nur in geringer Individuenzahl in den Netzfängen vorhanden war. Im Monat Mai (Frühjahr) können zwei „Gruppen“ unterschieden werden (Abb. 19). Zum einen sind es Tiere mit einem Lipidanteil von ca. 6 %, zum anderen Tiere mit einem Lipidanteil von 18 % am Trockengewicht. Im Sommer liegt der Mittelwert des Lipidanteils am Trockengewicht bei 22 %. Eine Saisonalität des Lipidgehalts läßt sich daraus jedoch nicht ableiten, zumal die Höhe der im Sommer gemessenen Lipidwerte überwiegend denen der zweiten „Gruppe“ im Frühjahr entsprechen.

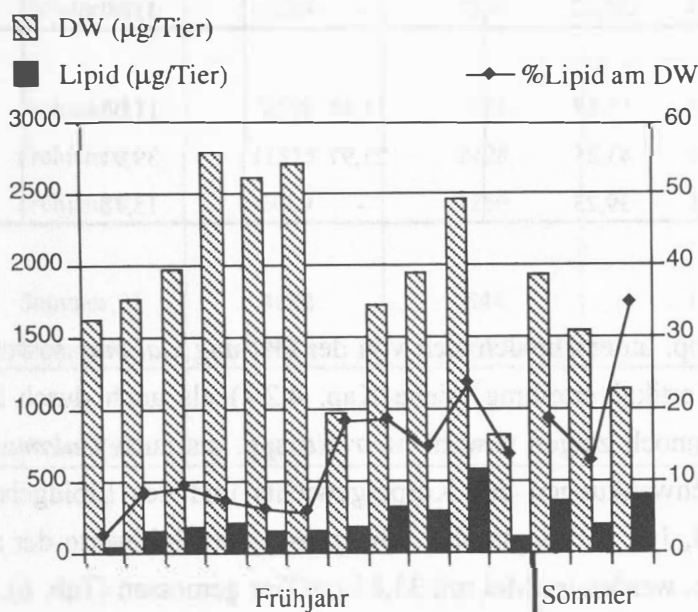


Abb. 19: Prozentualer Lipidanteil am Trockengewicht von *C. hyperboreus*.

Das Körpergewicht der adulten Weibchen von *C. hyperboreus* ist im Mai mit 1936 µg durchschnittlich sieben mal höher als das von *C. finmarchicus* zur selben Jahreszeit (Tab. 6). Diese Entwicklung setzt sich auch im Sommer (Juli) mit einem Trockengewicht von 1533 µg/Tier fort (entspricht etwa dem fünffachen Körpergewicht eines *C. finmarchicus*). Anders als bei dieser Art zeigt *C. hyperboreus* eine Abnahme des Körpergewichts vom Frühjahr (Mai) zum Sommer (Juli), während zugleich der Lipidgehalt von 211 µg/Tier auf 315 µg/Tier ansteigt.

Tab. 6: Vergleich des durchschnittlichen Körpergewichts, des Lipidgehalts und des prozentualen Lipidanteils am Trockengewicht von *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus* und *Metridia* spp..

	<i>C. finmarchicus</i>	<i>C. hyperboreus</i>	<i>Metridia</i> spp.	
Trockengewicht (µg/Tier)	287,67	1935,90	313,32	Frühjahr'91
	515,44	1533,21	398,90	Sommer'91
	309,01	-	347,50	Winter'93
Lipid (µg/Tier)	56,37	211,00	33,85	Frühjahr'91
	216,16	315,24	159,20	Sommer'91
	130,12	-	53,90	Winter'93
Lipidanteil am Trockengewicht (%)	18,59	11,48	11,06	Frühjahr'91
	43,21	21,97	39,91	Sommer'91
	39,23	-	15,78	Winter'93

Die Arten *Metridia* spp. unterscheiden sich von der Gattung *Calanus* sowohl durch ihren Lebenszyklus, ihre Vertikalverteilung (siehe Kap. 4.2.2) als auch durch ihre omnivore Ernährungsweise. Dennoch zeigen sowohl *Metridia* spp. als auch *Calanus finmarchicus* ähnliche saisonale Schwankungen des Körpergewichts und des Lipidgehalts im untersuchten Zeitraum Mai, Juli und September. Die geringsten Lipidwerte der adulten Weibchen von *Metridia* spp. werden im Mai mit 33,85 µg/Tier gemessen (Tab. 6). Zwei Monate später, im Sommer (Juli), steigen die Lipidwerte um das fünffache auf 159,20 µg/Tier. Zum Winter (September) ist ein Verlust von 66% gegenüber den Sommerwerten zu

messen. Der saisonal bedingte Unterschied im Körpergewicht ist wesentlich schwächer ausgeprägt (Tab. 6).

Am Beispiel der Chaetognathen (*Eukronia* sp.) wurde der saisonale Einfluß auf den Lipidgehalt für eine weitere räuberische Zooplanktonart untersucht. Diese Art wird unter anderem durch einen optisch leicht erkennbaren Öleinschluß charakterisiert, der bei adulten Individuen eine gelborange Färbung aufweist. Bei den durchgeführten Untersuchungen wurden sowohl Tiere mit Öleinschlüssen als auch Tiere mit ausgereiften Ovarien gemessen. Die Proben aus dem Frühjahr, Sommer und Winter'91 sowie Winter'93 zeigen Lipidgehalte zwischen 522 µg/Tier und 2427 µg/Tier (Tab. 7). Aufgrund der geringen Probenanzahl sind jedoch für den Untersuchungszeitraum nur sehr eingeschränkt Aussagen über eine eventuelle saisonale Variation möglich. Der prozentuale Lipidanteil am Trockengewicht variiert zwischen 18% im Sommer und maximal 40% im Winter und liegt damit im Bereich der für die Copepoden gemessenen Werte.

Tab. 7: Trockengewicht (TG), Lipidgehalt und prozentualer Lipidanteil am Trockengewicht von Chaetognathen während der untersuchten Jahreszeiten.

Fahrt	TG (µg/Tier)	Lipide (µg/Tier)	Lipidanteil am TG (%)
Winter'91	5629	2270	40,33
Frühjahr'91	2560	522	20,39
Frühjahr'91	11875	2428	20,44
Frühjahr'91	6029	1260	20,89
Sommer'91	4682	844	18,03
Sommer'91	9021	1677	18,59
Winter'93	8466	1960	23,15

4.5 Respirations- und Exkretionsexperimente

Es wurden zwei Versuchsreihen zur Untersuchung der Respirations- und Exkretionsraten der Copepodenarten *C. hyperboreus* und *C. finmarchicus* im CV-Entwicklungsstadium durchgeführt. In der ersten Versuchsreihe fand eine Variation des Futterangebotes statt, während bei der zweiten die Änderung der Respiration und Exkretion bei gleichbleibendem Futterangebot über einen Zeitraum von vier Tagen gemessen wurde.

In der Versuchsreihe mit variablem Futterangebot war nur bei einer extrem hohen Futterkonzentration ein deutlicher Anstieg der Respirationsrate zu verzeichnen (Tab. 8). Der Sauerstoffverbrauch lag bei den Individuen von *C. hyperboreus*, die in filtriertem Seewasser gehalten wurden, zwischen 0,19 und 0,49 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Bei den Tieren, die einer Nahrungskonzentration von 2,0, 4,0, 5,5 und 7,5 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ ausgesetzt waren, wurde eine Respirationsrate von 0,57, 0,41 und 0,34 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ gemessen. Generell sind die Respirationsraten der in filtriertem Seewasser inkubierten Copepoden niedriger als bei den Tieren, die Futter erhielten. Das Experiment, das bei einem Nahrungsangebot von 10 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ durchgeführt wurde ergibt ein davon abweichendes Bild. Hier liegen die Respirationsraten der gefütterten Tiere mit 0,18 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ unter denen der nicht gefütterten in FSW gehaltenen Tiere (0,36 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Eine deutlich höhere Respiration von 1,16 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ stellt sich erst bei einer Futterkonzentration von 24,7 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ ein.

Bei *C. finmarchicus* ergibt ein Vergleich der Respirationsraten von nicht gefütterten Tieren (FSW) zu Tieren in niedriger Futterkonzentration (0,1 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$) keine Unterschiede. Dagegen steigen die Respirationsraten unter hohen Nahrungskonzentrationen gegenüber den in FSW gehaltenen Copepoden von 0,46 bzw. 0,67 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (FSW) auf 0,77 bzw. 1,4 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (25,8 bzw. 28,6 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$) an (Tab. 8).

Tab. 8: Respirations- und Exkretionsraten mit den korrespondierenden Sauerstoff- zu Stickstoffverhältnissen bei *Calanus hyperboreus* Entwicklungsstadium CV (*Ch CV*) und *C. finmarchicus* Entwicklungsstadium CV (*Cf CV*). Die Werte in Klammern geben die entsprechende Standardabweichung bei n = 4-6 an; FSW= filtriertes Seewasser.

Datum	Chlorophyll <i>a</i> µg l ⁻¹	Entwicklungsstadium <i>Calanus hyperboreus</i> <i>Calanus finmarchicus</i>	Respiration µl O ₂ Ind ⁻¹ h ⁻¹	Exkretion µg N Ind ⁻¹ h ⁻¹	O:N- Verhältnis
21. Mai	FSW	<i>Ch CV</i>	0,49 (0,04)	0,14 (0,08)	4,38:1
21. Mai	2,4	<i>Ch CV</i>	0,57 (0,08)	0,42 (0,18)	1,70:1
17. Juni	FSW	<i>Ch CV</i>	0,26 (0,07)	0,28 (0,33)	1,34:1
17. Juni	5,5	<i>Ch CV</i>	0,41 (0,12)	0,14 (0,07)	3,66:1
16. Mai	FSW	<i>Ch CV</i>	0,19 (0,03)	-	
16. Mai	7,5	<i>Ch CV</i>	0,34 (0,09)	-	
15. Mai	FSW	<i>Ch CV</i>	0,36 (0,12)	-	
15. Mai	10,0	<i>Ch CV</i>	0,18 (0,07)	-	
11. Juni	FSW	<i>Ch CV</i>	0,27 (0,28)	0,14 (0,02)	1,96:1
11. Juni	24,7	<i>Ch CV</i>	1,16 (0,15)	0,84 (0,13)	1,73:1
09. Juni	FSW	<i>Cf CV</i>	0,24 (0,10)	0,13 (0,05)	2,30:1
09. Juni	0,1	<i>Cf CV</i>	0,24 (0,13)	0,08 (0,02)	3,75:1
05. Juni	FSW	<i>Cf CV</i>	0,46 (0,05)	0,34 (0,03)	1,69:1
05. Juni	25,8	<i>Cf CV</i>	0,77 (0,12)	1,13 (0,10)	0,85:1
03. Juni	FSW	<i>Cf CV</i>	0,67 (0,30)	0,89 (0,40)	0,94:1
03. Juni	28,6	<i>Cf CV</i>	1,40 (0,21)	2,28 (0,50)	0,77:1

Parallel zu den Respirationsmessungen wurden Exkretionsmessungen durchgeführt. Ein einheitlicher Zusammenhang zwischen der Exkretionsrate und einer Änderung der Futterkonzentration kann aus den Versuchsergebnissen jedoch nicht abgeleitet werden.

Die Ammoniumkonzentrationen schwanken zwischen 0,14 und 0,42 µg N Ind⁻¹ h⁻¹ und steigen auf 0,84 µg N Ind⁻¹ h⁻¹ bei einem Chlorophyllgehalt von 25 µg Chl *a* l⁻¹. Die Art *C. finmarchicus* zeigt bei ähnlich hohen Chlorophyllkonzentrationen (25,8 und 28,6 µg Chl *a* l⁻¹) sichtlich höhere Exkretionsraten (1,13 bzw. 2,28 µg N Ind⁻¹ h⁻¹), zugleich aber auch deutlichere Schwankungen bei den Tieren, die in filtriertem Seewasser gehalten wurden. Exkretionsraten von über 0,1 µg N Ind⁻¹ h⁻¹ sind insgesamt als zu hoch anzusehen,

deshalb werden die korrespondierenden O:N-Verhältnisse nicht weiter berücksichtigt (siehe Kap. 5.3).

Der Einfluß der Inkubationszeit auf die Respiration wurde in der zweiten Versuchsreihe an *C. hyperboreus* verifiziert. Hierzu wurde der Sauerstoffverbrauch über vier Tage bei konstanten Futterkonzentrationen von 0,1, 3,2 und 14,2 µg Chl *a* l⁻¹ gemessen. Bei der niedrigen Chl *a*-Konzentration findet mit der Zeit eine Abnahme der Respiration von 0,65 auf 0,49 µl O₂ Ind⁻¹ h⁻¹ statt, während bei der mittleren Futterkonzentration eine geringe Erhöhung von 0,63 auf 0,74 µl O₂ Ind⁻¹ h⁻¹ festzustellen ist. Eine Konzentration von 14 µg Chl *a* l⁻¹ hat dagegen eine deutliche Zunahme des Sauerstoffverbrauchs um 59% auf 1,23 µl O₂ Ind⁻¹ h⁻¹) innerhalb von vier Tagen zur Folge (Tab. 9).

Tab. 9: Veränderung der Respirations- und Exkretionsrate mit dem entsprechenden O:N-Verhältnis bei konstanten Futterkonzentrationen bei *C. hyperboreus*. Die Werte in Klammern geben die Standardabweichung bei n = 4 bis 6 an.

Zeit	Datum	Chlorophyll <i>a</i> (µg l ⁻¹)	Entwicklungs- stadium	Respiration (µl O ₂ Ind ⁻¹ h ⁻¹)	Exkretion (µl N Ind ⁻¹ h ⁻¹)	O:N- Verhältnis
t=0	09. Juli	0,1	Ch CV	0,65 (0,13)	0,154 (0,016)	5,28:1
t=1	10. Juli		Ch CV	0,54 (0,08)	0,098 (0,026)	6,89:1
t=2	11. Juli		Ch CV	0,52 (0,09)	0,070 (0,030)	8,93:1
t=3	12. Juli		Ch CV	0,49 (0,24)	0,042 (0,018)	14,58:1
t=0	09. Juli	3,2	Ch CV	0,63 (0,03)	0,126 (0,04)	6,25:1
t=1	10. Juli		Ch CV	0,63 (0,03)	0,098 (0,06)	8,04:1
t=2	11. Juli		Ch CV	0,68 (0,01)	0,098 (0,01)	8,67:1
t=3	12. Juli		Ch CV	0,74 (0,01)	0,098 (0,04)	9,44:1
t=0	09. Juli	14,2	Ch CV	0,72 (0,03)	0,126 (0,04)	7,14:1
t=1	10. Juli		Ch CV	0,90 (0,25)	0,112 (0,05)	10,04:1
t=2	11. Juli		Ch CV	1,07 (0,24)	0,245 (0,07)	5,10:1
t=3	12. Juli		Ch CV	1,23 (0,29)	0,378 (0,03)	4,07:1

Im Unterschied zum ersten wurden beim zweiten experimentellen Ansatz deutliche Änderungen der Exkretionsraten über den Zeitraum von vier Tagen gemessen (Tab. 9). Die Ergebnisse zeigen, dass bei einer Chlorophyllkonzentration von $0,1 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ die Exkretion von $0,15$ auf $0,04 \mu\text{g N Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ abnimmt. Chlorophyllkonzentration von $3,2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ bewirkten demgegenüber nur geringe Änderungen der Exkretion. Es wurde lediglich eine Abnahme der Exkretion von $0,13$ auf $0,10 \mu\text{g N Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ gemessen, die in den darauffolgenden Tagen konstant blieb. Ein Ansteigen der Ammoniumexkretion von $0,13$ auf $0,38 \mu\text{g N Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ wurde nur bei einer Chlorophyllkonzentration von $14,2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ gemessen.

Das molare Aufnahmeverhältnis von Sauerstoff zu Stickstoff stellt ein potentes Indiz für den Metabolismus des genutzten Substrates dar. Bei reinem Protein als Substrat ist ein O:N-Verhältnis zwischen 3:1 und 16:1 zu erwarten. Bei gleichmäßigem Verbrauch von Protein und Lipid stellt sich ein O:N-Verhältnis von 50:1 bis 60:1 ein (MAYZAUD UND CONOVER, 1988).

Bei den Experimenten, in denen die Tiere unter konstantem Futterangebot gehalten wurden, konnte über einen längeren Zeitraum ein O:N-Verhältnis zwischen 3 und 10:1 gemessen werden.

4.6 Ergebnisse der Kurzzeitverankerung

Der vertikale Partikelfluß am Barentssee-Kontinentalhang wurde in wöchentlichen Sammelintervallen im Zeitraum vom 16.03. bis 23.07.1991 zeitlich hochauflösend untersucht. Anhand des partikulären organischen Kohlenstoffflusses (POC, Abb. 20a), wurde der untersuchte Zeitraum in drei Sedimentationsphasen unterteilt: Phase I von März bis Mitte Mai, mit einem geringen vertikalen Partikelfluß von durchschnittlich weniger als $5 \text{ mg POC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in allen Tiefenhorizonten. Phase II wird ab Mitte Mai durch einen allmählichen Anstieg im Partikelfluß mit einem ausgeprägten Maximum Ende Juni von $46,1 \text{ mg POC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in der 610 m-Sinkstoffalle charakterisiert. Dieser Anstieg setzt sich in den tieferen Fallen mit Werten zwischen 45 und $56 \text{ mg POC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ fort. Phase III entspricht den drei letzten Fangintervallen vom 06. bis zum 23. Juli und zeichnet sich durch Flüsse mit weniger als $30 \text{ mg POC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ aus.

Ein anderes Muster zeigen die Trockengewichts- (TG) und Kalziumkarbonatwerte (CaCO_3) mit einem weiteren Anstieg der Sedimentation während der Phase III in der 610 m-Falle (Abb. 20b und c). Desweiteren unterscheiden sich die TG- und CaCO_3 -Werte von den POC-Daten durch eine ausgeprägte Variabilität in der tiefsten Sinkstoffalle (1950 m) mit zwei Sedimentationsmaxima Anfang Mai und Juli. Mit Ausnahme des POC nehmen alle anderen Parameter im Partikelfluß proportional mit der Tiefe zu.

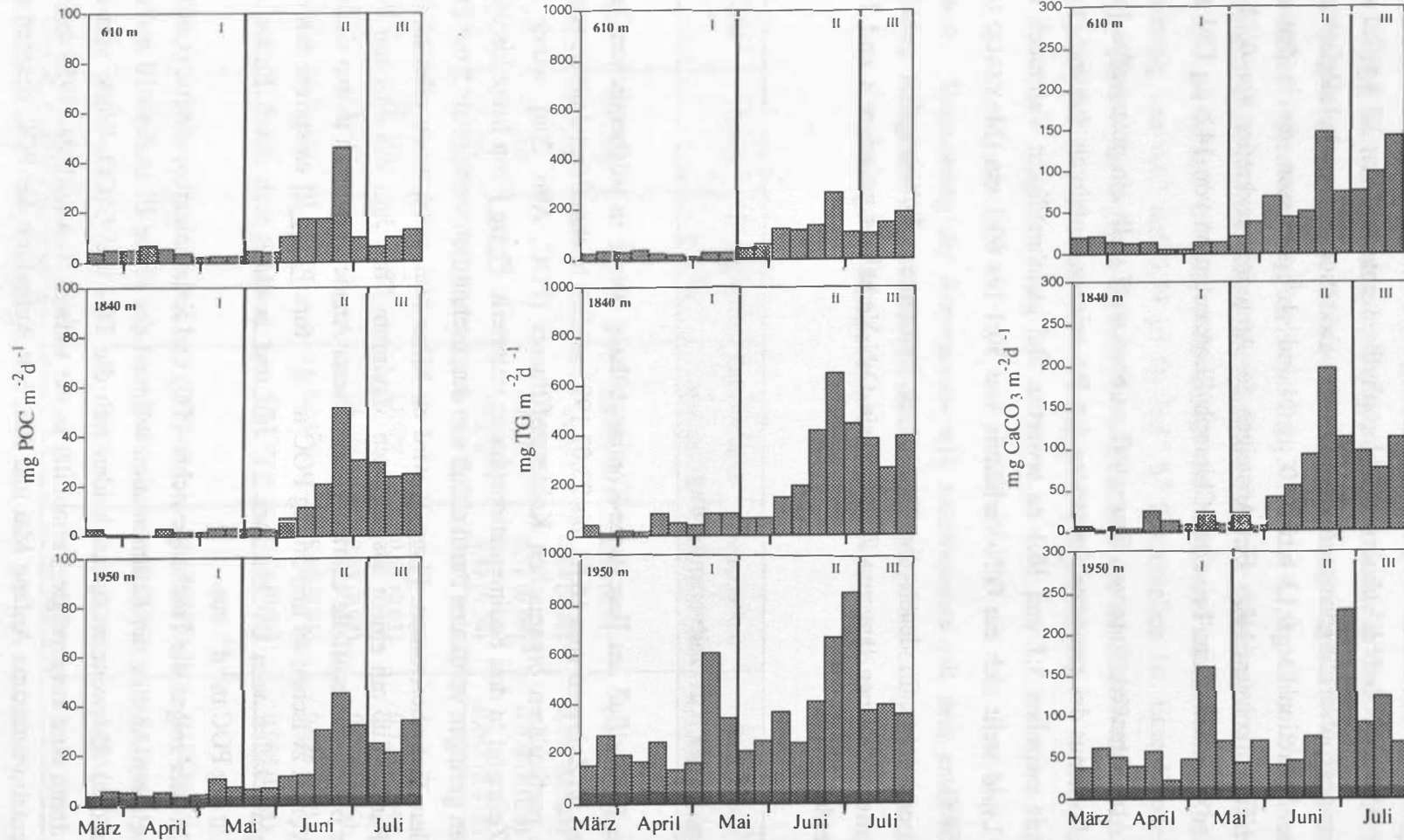


Abb. 20: Vertikaler Partikelfluß von partikulärem organischen Kohlenstoff (POC), Trockengewicht (TG) und Kalziumkarbonat (CaCO₃) von März-Juli 1991 in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe am Barentssee-Kontinentalhang. Die vertikalen Linien kennzeichnen die im Text beschriebenen Phasen I, II und III.

4.6.1 Anteil der Kotballensedimentation am Partikelfluß

In den mikroskopischen Untersuchungen ließen sich an dem Material aus den Sedimentfallen bestimmte Kotballen anhand ihrer Form, Größe und Färbung ihren jeweiligen Produzenten (Appendicularien, Ostracoden, Euphausiiden und Copepoden) zuordnen (Abb. 21).

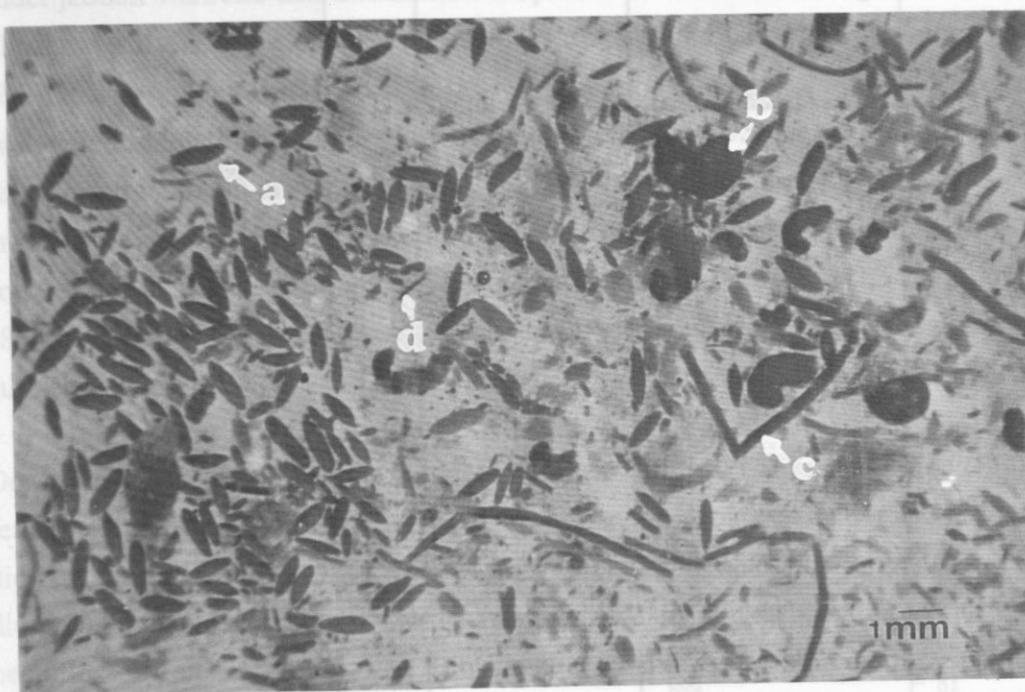


Abb. 21: Stereomikroskopische Aufnahme der verschiedenen Kotballenformen (a=Appendicularien, b= Ostracoden, c= Euphausiiden und d= Copepoden) aus der Sinkstoffalle in 1840 m Tiefe im Juni.

Über den gesamten Sempelzeitraum betrachtet sind in allen drei Sinkstoffallen (610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe) die Kotballen der Appendicularien dominierend (Abb. 22). Die maximalen Sedimentationsraten liegen für Appendicularien-, Ostracoden- und Euphausiidenkotballen bei 15257, 874 und 656 Kotballen $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Einen auffälligen Sedimentationspeak weisen Anfang Mai die Copepodenkotballen mit 15242 Kotballen $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ in der 1950 m-Sinkstoffalle auf.

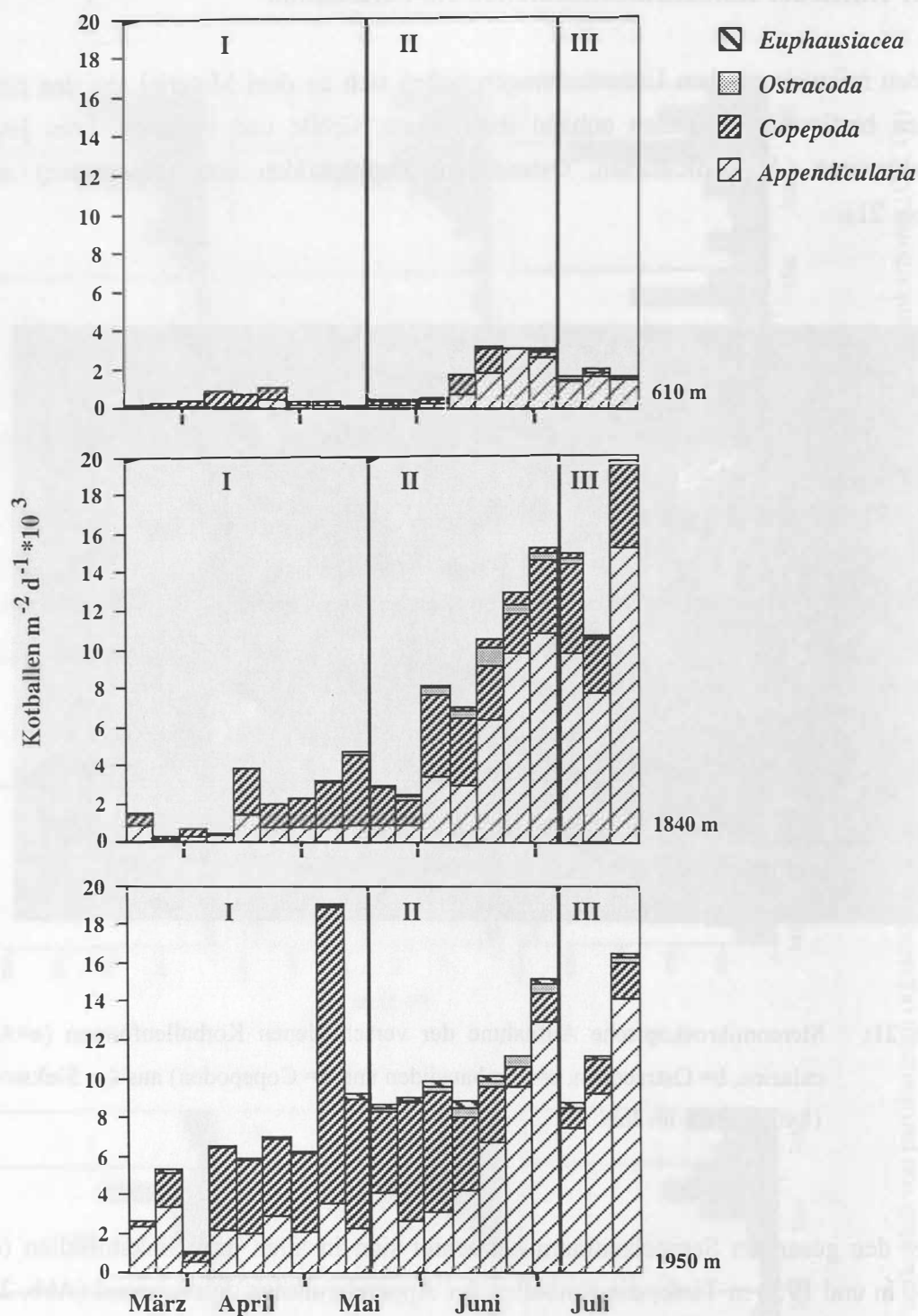


Abb. 22: Sedimentationsraten von Appendicularien-, Ostracoden-, Euphausiiden- und Copepodenkotballen aus den Sinkstofffallen in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe von März bis Juli 1991 am Barentssee-Kontinentalhang. Die vertikalen Hilfslinien kennzeichnen die im Text beschriebenen zeitlichen Phasen des Partikelflusses.

Der Kotballenkohlenstofffluß (FPC = fecal pellet carbon) von „intakten“ Kotballen ist in Abb. 23 dargestellt. In der oberen Falle (610 m) beträgt der FPC-Fluß während der ersten Sedimentationsphase (Mitte März bis Mitte Mai) maximal $0,35 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Von Anfang bis Ende Juni nimmt er von 0,6 auf $2,0 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ zu. In der dritten Phase, von Anfang bis Mitte Juli, beträgt der FPC-Fluß weniger als $1,6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Dieses Sedimentationsmuster setzt sich im wesentlichen in den tieferen Fallen fort. Es findet jedoch während den Sedimentationsphasen II und III, im Gegensatz zur erwarteten Abnahme mit der Tiefe durch regenerative Prozesse und Coprophagie, eine Zunahme des FPC-Flusses um den Faktor 3 bis 4 statt.

In der Sedimentationsphase I wird in einer Tiefe von 1950 m gegenüber der in 610 m verankerten Falle ein um den Faktor 2 höherer FPC-Fluß beobachtet.

In erster Linie wird dieser Fluß durch die Appendicularienkotballen mit einem Maximum von $9,4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und durch Ostracodenkotballen mit maximal $2,3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in der 1840 m- und 1950 m-Falle bestimmt. Die Euphausiiden- und Copepodenkotballen tragen nur geringfügig mit 0,5 bzw. $0,4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ zur gesamten Sedimentation bei (Abb. 23).

Der geringe Beitrag von Copepodenkotballen zum FPC-Fluß in allen Sinkstoffallen reflektiert nicht die Zusammensetzung des Mesozooplanktons in der Wassersäule, in der die Art *Calanus finmarchicus* über 80% des gesamten Zooplanktons stellt. Vielmehr ist diese Diskrepanz auf Prozesse zurückzuführen, die die Sinkgeschwindigkeit der Kotballen beeinflussen (siehe Kapitel 5.3). Ein gänzlich anderes Bild liefern die Appendicularien. Obgleich der geringen Abundanz der Appendicularien in der Wassersäule (vgl. Kap. 4.2.2) sind ihre Kotballen sowohl zahlenmäßig mit über 50% am Kotballenmaterial als auch am FPC-Fluß beteiligt.

In den Sedimentfallen finden sich auch eine große Anzahl von „fragmentierten“ Kotballen. Um den FPC-Fluß der „fragmentierten“ Kotballen zu berechnen, wurde das Volumen dieser Kotballen mit Hilfe des Kohlenstoffgehalts der gemessenen „intakten“ Kotballen interpoliert.

Zu den „fragmentierten“ Kotballen wurden alle Kotballenbruchstücke gerechnet, die entweder *in situ* während ihres Sinkens in der Wassersäule oder bei der Probenaufbereitung durch die Splittprozedur in kleinere Stücke zerfielen. Amorphes bzw. nicht weiter zu differenzierendes Material blieben in dieser Fraktion unberücksichtigt. Kleine runde Kotballen von nicht identifizierten Produzenten wurden aufgrund ihrer sehr geringen Anzahl ebenfalls nicht in die Betrachtungen mit einbezogen. Für eine Abschätzung der Bedeutung von Kotmaterial des Mesozooplanktons für den vertikalen Kohlenstofffluß stellen die Berechnungen daher eine konservative Bestimmung dar.

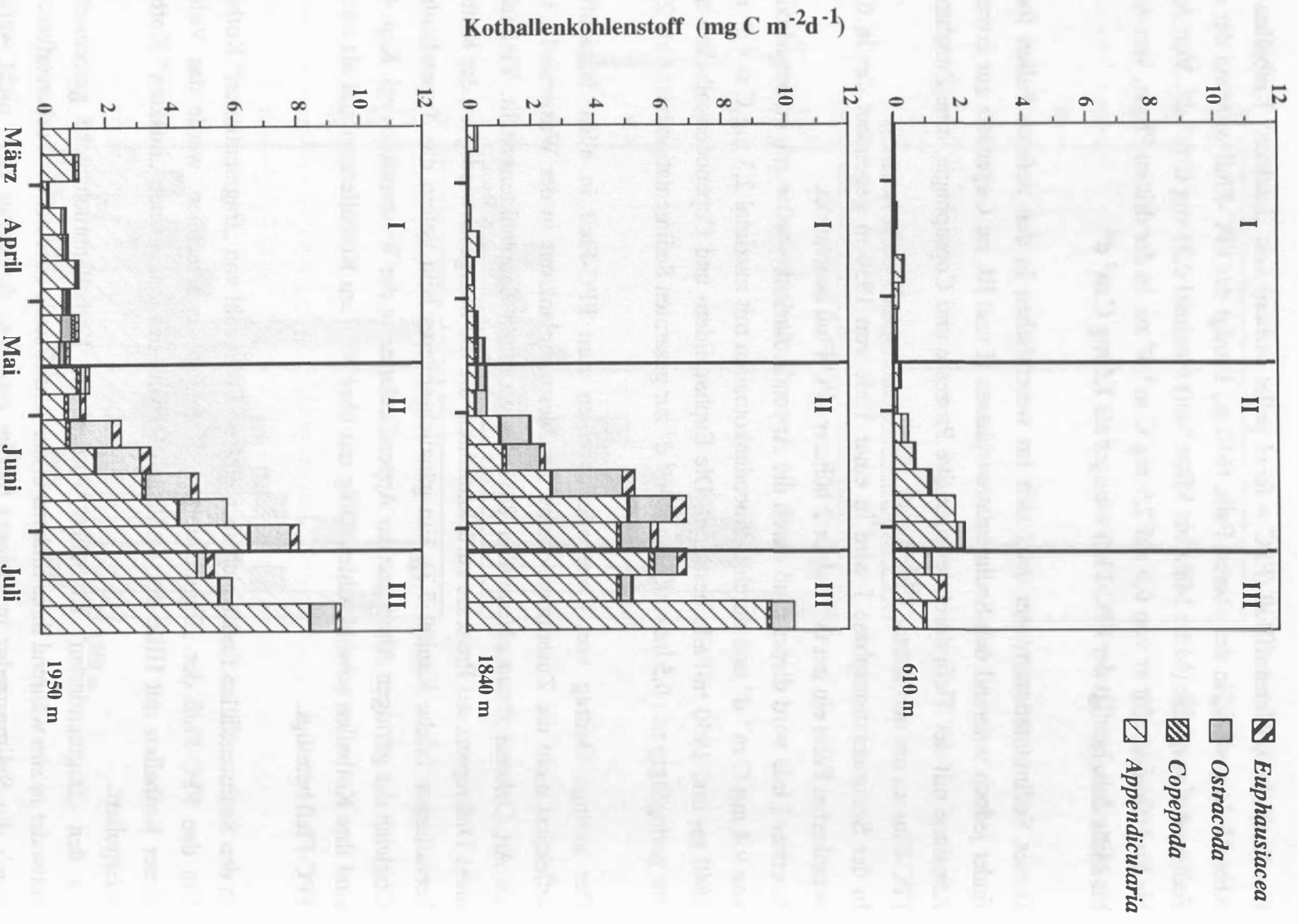


Abb. 23: Kohlenstofffluß von „intakten“ Kotballen aus den Sinkstoffallen in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe im Zeitraum von März bis Juli 1991 am Barentssee-Kontinentalhang. Die vertikalen Hilfslinien kennzeichnen die im Text beschriebenen zeitlichen Phasen des Partikelflusses.

Der Beitrag der „fragmentierten“ Kotballen zum FPC-Fluß ist im Juni in der oberen Falle in 610 m Tiefe mit $7,6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ am höchsten. Während der Hauptsedimentationsphase II (Mitte Mai bis Anfang Juni) wurde in der oberen Falle für „fragmentierte“ Kotballen eine durchschnittliche Sedimentation von $3,5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ermittelt. Im gleichen Zeitraum erreichen die „intakten“ Kotballen einen mittleren Fluß von $0,9 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Tab. 10). In den beiden Fallen in 1840 m und in 1950 m Tiefe ist das Verhältnis von „intakten“ zu „fragmentierten“ Kotballen während der Hauptsedimentationsphase nahezu gleich. Deutliche Unterschiede treten erst während der dritten Sedimentationsphase im Zeitraum von Anfang bis Mitte Juli auf. Hier lag das Verhältnis von „intakten“ zu „fragmentierten“ Kotballen bei 3:1. Dagegen war der Anteil von „intakten“ Kotballen in der Sinkstofffalle in 1950 m Tiefe über den gesamten Untersuchungszeitraum von März bis Juli 1991 am höchsten.

Tab. 10: Tabellarischer Vergleich der Gesamtsedimentation von „intakten“ und „fragmentierten“ Kotballen (mg C m^{-2}) für die Sedimentationsphasen I-III. Die kursiven Zahlen geben die durchschnittlichen täglichen Sedimentationsraten in $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ an.

Gesamtsedimentation (mg C m^{-2}) Sedimentationsrate ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)			
„fragmentierte“ Kotballen			
Sedimentationsphase	610 m	1840 m	1950 m
Phase I	19,33 <i>0,31</i>	11,80 <i>0,19</i>	28,51 <i>0,45</i>
Phase II	173,62 <i>3,54</i>	146,04 <i>3,04</i>	153,49 <i>3,13</i>
Phase III	40,21 <i>2,37</i>	32,61 <i>1,92</i>	34,61 <i>2,04</i>
„intakte“ Kotballen			
Sedimentationsphase	610 m	1840 m	1950 m
Phase I	5,80 <i>0,09</i>	14,82 <i>0,24</i>	54,06 <i>0,86</i>
Phase II	46,06 <i>0,94</i>	166,29 <i>3,39</i>	192,65 <i>3,93</i>
Phase III	22,37 <i>1,32</i>	115,69 <i>6,81</i>	108,17 <i>6,36</i>

Der gesamte FPC, dargestellt als Summe von „intakten“ und „fragmentierten“ Kotballen in Abb. 24, zeigt die Variabilität des FPC-Flusses über die Verankerungsdauer von Anfang März bis Mitte Juli, mit maximal $13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Der Anteil des FPC am gesamten partikulären organischen Kohlenstoff (POC) beträgt während der Sedimentationsphase I in 610 m Tiefe 10% und steigt auf 23% in den beiden unteren Fallen in 1840 und 1950 m Tiefe. In den Hauptsedimentationsphasen II und III werden zwischen 29% und 40% vom gesamten sedimentierten Kohlenstoff durch Kotballen eingetragen. Die beiden tieferen Fallen weisen nur geringe Unterschiede im prozentualen Anteil des FPC am gesamten sedimentierten Kohlenstoff auf.

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen des Inhalts der Kotballen ergaben, daß die Nahrung der Zooplankter unter anderem aus Coccolithophoriden (Prymnesiophyceen) der Arten *Coccolithus pelagicus* und *Emiliania huxleyi* sowie aus Diatomeen besteht (Abb. 25a und b). Die Partikelzusammensetzung der einzelnen Kotballentypen unterscheiden sich jedoch nur unwesentlich voneinander. In allen Kotballen überwiegen Coccolithen, während Coccosphären nur vereinzelt in Appendicularien- und Ostracodenkotballen vorkommen. Die Euphausiiden- und Appendicularienkotballen scheinen im Gegensatz zu den anderen zwei Kotballentypen aus deutlich stärker fragmentiertem Material aufgebaut zu sein.

Station	1840 m	1950 m	2060 m	2170 m
Fall I	10,0	10,0	10,0	10,0
Fall II	23,0	23,0	23,0	23,0
Fall III	29,0	29,0	29,0	29,0
Fall IV	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall V	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall VI	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall VII	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall VIII	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall IX	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall X	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XI	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XII	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XIII	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XIV	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XV	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XVI	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XVII	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XVIII	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XIX	40,0	40,0	40,0	40,0
Fall XX	40,0	40,0	40,0	40,0

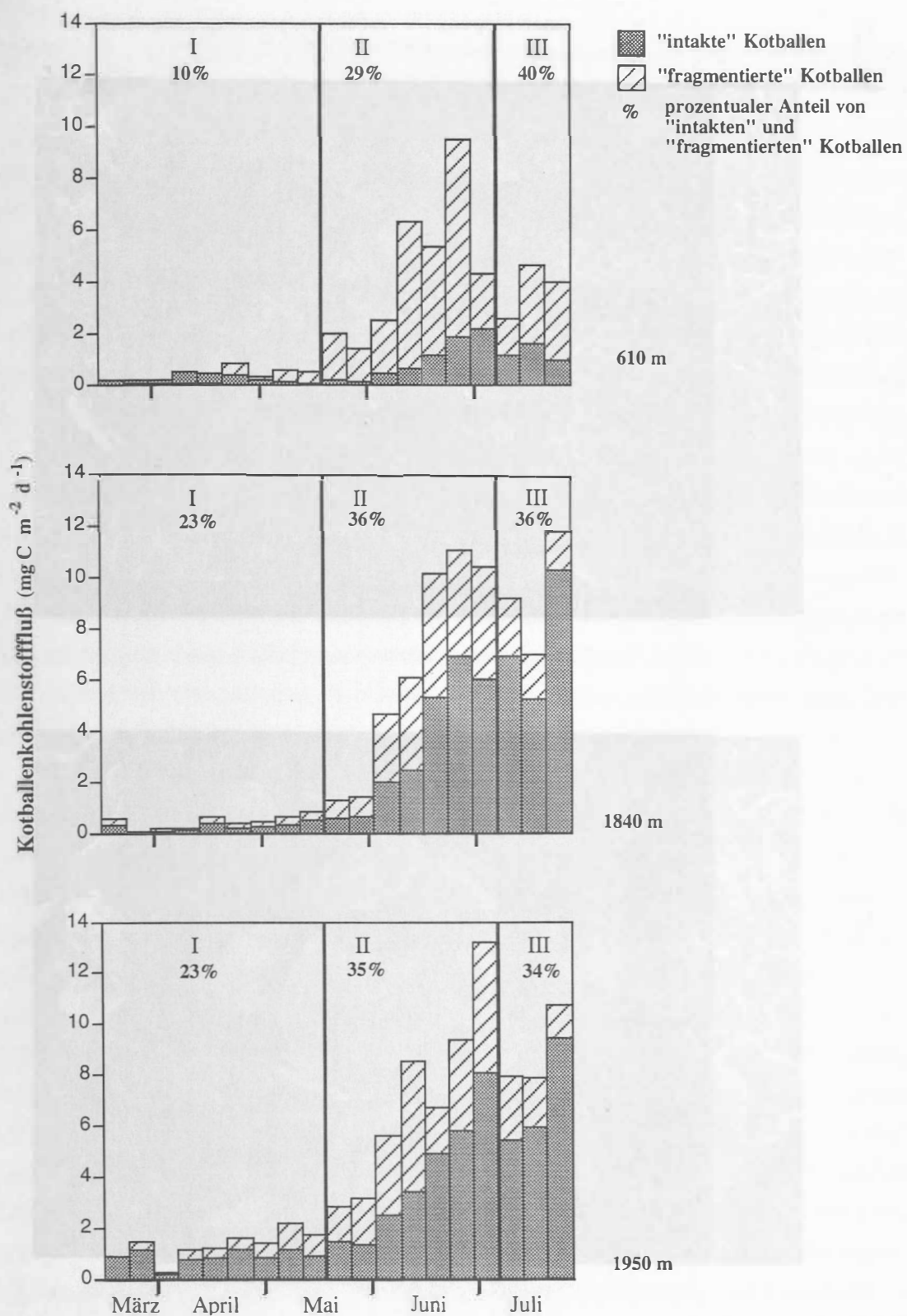


Abb. 24: Gesamter Kotballenkohlenstofffluß (FPC) als Summe von „intakten“ und „fragmentierten“ Kotballen im Untersuchungszeitraum. Die Prozentzahlen geben den Anteil von sedimentiertem FPC am gesamten partikulären organischen Kohlenstoff (POC) der Sedimentationsphasen I, II und III wieder.

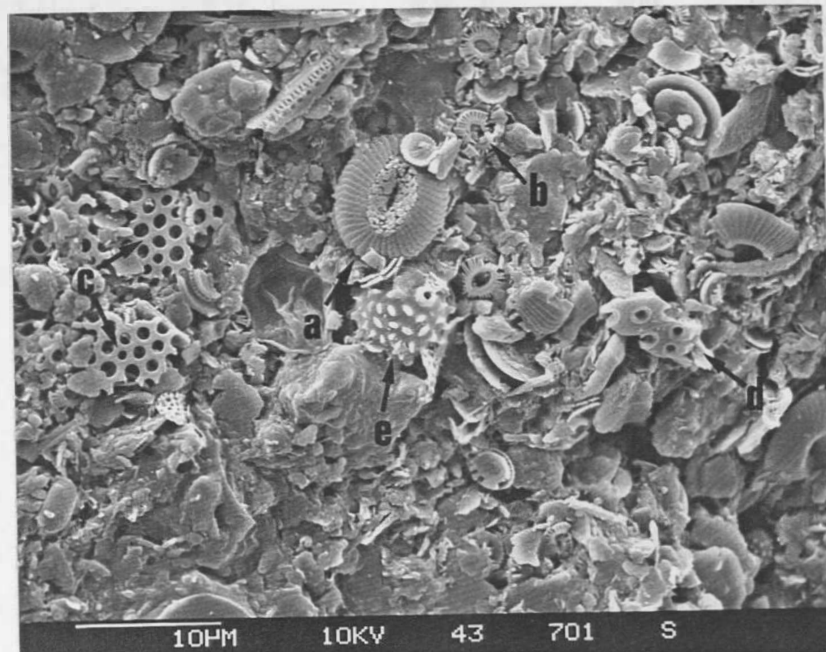


Abb. 25a: Fototafel mit rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von: Appendicularienkotballen (oben) und Ostracodenkotballen (unten): a) *Coccolithus pelagicus*, b) *Emiliana huxleyi*, c) *Thalassiothrix longissima*, d) zentrische Diatomeen und e) Chrysophyceen-Zysten (A. KOHLY, pers. Mitt.).

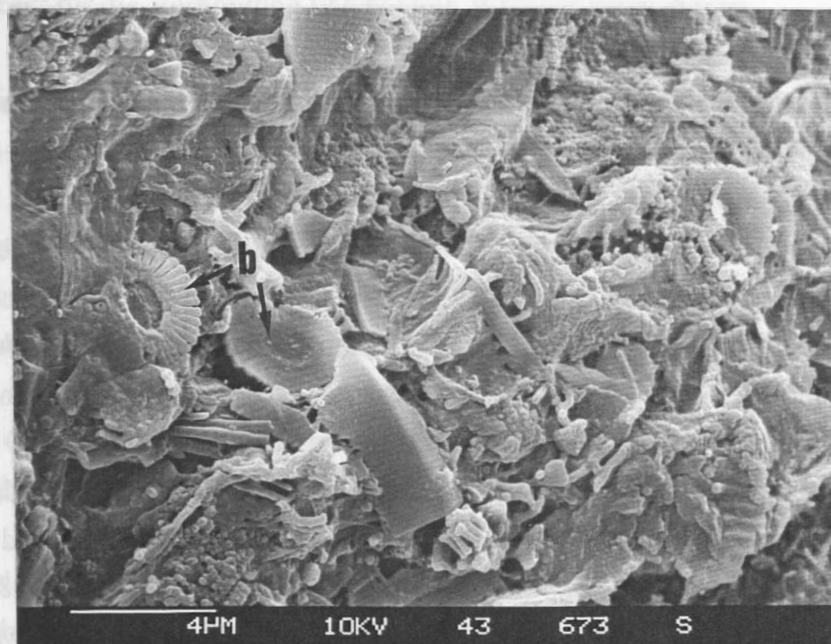
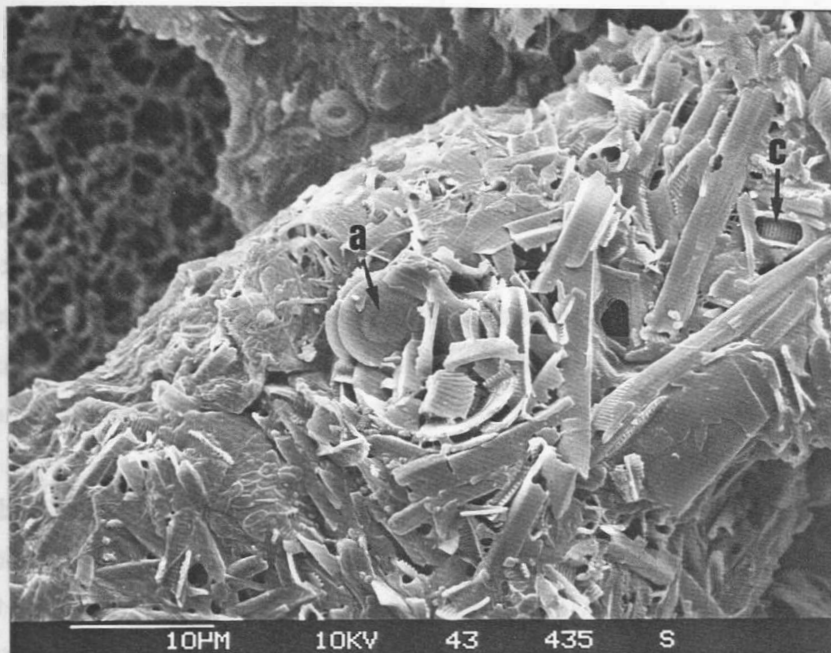


Abb. 25b: Fototafel mit rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von Copepodenkotballen (oben) und Euphausiidenkotballen (unten): a) *Coccolithus pelagicus*, b) *Emiliana huxleyi*, c) *Nitzschia* spp. (A. KOHLY, pers. Mitt.).

5. Diskussion

Die Diskussion beginnt mit der Erörterung des Einflusses der Hydrographie auf die Zusammensetzung und die Verteilung des Zooplanktons im Untersuchungsgebiet. Anschließend werden die hydrographischen Ergebnisse sowie die damit zusammenhängenden Prozesse betrachtet und jeweils zur Sedimentation aus der saisonal durchmischten Schicht in Beziehung gesetzt.

Nachfolgend werden die Ergebnisse aus den Experimenten in Hinblick auf die Übertragbarkeit auf das Zooplankton am Barentssee-Kontinentalhang diskutiert. Daran schließt sich ein Exkurs über die „Fangeffizienz“ von Sinkstofffallen an, in dessen Rahmen die Summenparameter der Fallenstudie erörtert werden.

Im nachfolgenden Kapitel wird auf die besondere Bedeutung der Sedimentation von Kotballen eingegangen und als Schlußfolgerung die Stellung des Zooplanktons im System zum einem als „bottom up“-Modell (Steuerung der Struktur und Dynamik einer Lebensgemeinschaft durch das Ressourcenangebot) und zum anderen als „top down“-Modell (Kontrolle der Struktur und Dynamik einer Lebensgemeinschaft durch Räuber der höchsten Ordnung) erläutert.

5.1 Der Einfluß unterschiedlicher Wassermassen auf die Zusammensetzung und Verteilung des Zooplanktons

In der südlichen Polarregion ist die Zooplanktonart *Calanus finmarchicus* ein Anzeiger für warmes atlantisches Wasser (MATTHEWS, 1969; JASHNOV, 1970; WILLIAMS UND CONWAY, 1980; HASSEL, 1986). Die signifikante Dominanz von *Calanus finmarchicus* mit einem ganzjährigen Anteil von über 80% am gesamten Zooplankton dokumentiert daher den großen Einfluß von atlantischem Wasser am Barentssee-Kontinentalhang.

Untersuchungen zur Lebensstrategie von *C. finmarchicus* haben gezeigt, daß diese Art im Atlantik auch bei Temperaturen um 0°C laicht. Für die Entwicklung und das Überleben sind jedoch Temperaturen von über 5°C erforderlich (TANDE et al., 1985). Obwohl *C. finmarchicus* auch im Zooplankton höherer Breitengrade angetroffen wird (RAYMONT, 1983; TANDE et al., 1985), muß zwischen Gebieten unterschieden werden, in denen sich diese Art aktiv reproduziert, und jene, in denen es aufgrund des Transports atlantischer Wassermassen zu einer großen Verbreitung kommt. Das Auftreten von *C. finmarchicus* in arktischen Domänen, wie z.B. im Westspitzbergenstrom und nördlich der Polarfront auf dem Barentssee-Schelf, ist jedenfalls nicht atypisch. Ihre Abundanz ist allerdings gegenüber der Abundanz von spezifisch arktischen Arten erheblich niedriger (DIEL, 1991;

UNSTAD UND TANDE, 1991; RICHTER, 1994). In den arktischen Gewässern ist die Bedeutung von *C. glacialis* der von *C. finmarchicus* im atlantischen Wasser gleichzusetzen (GRICE, 1962; KOSOBOKOVA, 1978). Im Unterschied zur Art *C. finmarchicus*, die durch passiven Transport in die nördlichen Breiten eine große Verbreitung erfährt, wird das Vorkommen von *C. glacialis* unmittelbar durch den Verlauf der Polarfront auf den Barentssee-Schelf begrenzt (JASHNOV, 1970; UNSTAD UND TANDE, 1991).

Die Abwesenheit von *C. glacialis* in den Proben während des gesamten Untersuchungszeitraums am Barentssee-Kontinentalhang ist daher ein deutliches Indiz dafür, daß das Untersuchungsgebiet in dieser Zeit nicht unter dem Einfluß der kalten polaren Wassermassen stand.

Zwei weitere häufig anzutreffende arktische Copepodenarten und somit Vertreter für Kaltwassermassen sind *Calanus hyperboreus* und *Metridia longa* (GRICE, 1962; KOSOBOKOVA, 1978; SMITH UND SCHNACK-SCHIEL, 1990; VAN AKEN et al., 1991). Beide Arten treten mit hohen Abundanzen sowohl vor der norwegischen Küste als auch vor Spitzbergen auf (SØMME, 1934; WIBORG, 1954) und werden nach RAYMONT (1983) der Gruppe der borealen Copepoden zugeordnet. Sie können daher im Untersuchungsgebiet nicht als eindeutige „tracer“ für die Verbreitung von polaren Wassermassen dienen.

Die in den Netzfängen gefundenen Appendicularien *Oikopleura* spp. und *Fritillaria borealis* (typ.) gehören zu den typischen Kaltwasserformen. In der Literatur werden insgesamt vier *Oikopleura*-Arten als charakteristisch für die vom Nordpol kommenden Ströme genannt: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. chamissonis*, *O. labradoriensis* und *Fritillaria borealis* (typ.).

Ein ebenfalls angetroffener typischer Vertreter des Zooplanktons in der Norwegensee und der Barentssee ist die genannte Art *O. vanhoeffeni*. Weitere Arten, wie *Oikopleura dioica*, *O. fusiformis*, *O. longicauda* und *O. parva*, die eigentlich Bewohner wärmerer Gebiete sind, werden über den nordatlantischen Strom in dieses Gebiet eingetragen und haben sich dort zum Teil „eingebürgert“ (LOHMANN, 1964). *O. dioica* ist ebenso wie *O. parva* eine widerstandsfähige Art, gedeiht jedoch vorwiegend in den Küstengewässern, wobei sie zur offenen See schnell an Häufigkeit abnimmt. *O. parva* dagegen ist an das tiefe Wasser der hohen See gebunden und hält sich vorwiegend zwischen 100 m und 600 m Tiefe auf (LOHMANN, 1964). Diese Art hat sich in dem tiefen arktischen Becken nördlich von Spitzbergen angesiedelt.

Appendicularien spielen im Pelagial mariner Ökosysteme eine besondere Rolle. Durch ihren Kiemendarm können sie auch kleinere Nahrungspartikel aufnehmen, die so für

Copepoden nicht verfügbar sind. Zudem tragen sie durch einen häufigen Wechsel ihres Gehäuses (ALLDREDGE, 1976) und durch eine hohe Kotballenproduktion erheblich zum Partikelfluß bei. Die Bedeutung der Abundanz von *Fritillaria borealis* (typ.), besonders im schelfnahen Bereich, wird in Kapitel 5.5 noch einmal aufgegriffen.

5.2 Pelagische Prozesse und ihre Auswirkung auf den Partikelfluß in der saisonal durchmischten Schicht

Im folgenden Abschnitt wird auf die saisonalen Prozesse am Barentssee-Kontinentalhang unter besonderer Berücksichtigung des Zooplanktons eingegangen und dessen Bedeutung für den Partikelfluß in der saisonal durchmischten Schicht erörtert.

5.2.1 Spätwinter (Februar bis März)

Die Temperatur- und Salzgehaltsprofile im Spätwinter verweisen, gekoppelt mit den hohen Nährsalzkonzentrationen, auf eine typische Wintersituation im Pelagial, die durch eine vertikale Durchmischung bis in größere Wassertiefen (400 m) gekennzeichnet wird (BLAUME, 1992). Aus den geringen Chlorophyllwerten, die im Bereich der Detektionsgrenze des Fluorimeters lagen, läßt sich ableiten, daß noch keine Akkumulation von Phytoplanktonbiomasse erfolgte.

Nach LONGHURST (1985) wird das Mesozooplankton in Abundanz und Zusammensetzung von Copepoden dominiert. Sie stellen zugleich mit 90% die häufigste Zooplanktongruppe in den Polargebieten. Im Untersuchungsgebiet dominierte die Art *Calanus finmarchicus* nach Abundanz und Biomasse mit 80% am gesamten Zooplanktonbestand. Dieser hohe Anteil am „standing-stock“ beschreibt die Normalsituation für das Gebiet westlich der Barentssee, das unter dem Einfluß des Nordatlantischen Stromes steht (RAYMONT 1983; VAN AKEN et al., 1991).

Die Vertikalverteilung der Copepoden zeigt im Winter deutlich höhere Konzentrationen in größeren Wassertiefen (500-1000 m), die zugleich deren Überwinterungstiefen entsprechen (TANDE, 1982; HOPKINS et al., 1984; DIEL, 1991). Wesentlich geringere Konzentrationen an Copepoden wurden Anfang März an der Wasseroberfläche (0-100 m) vorgefunden. Bei diesen Copepoden kann es sich um den Teil der Population handeln, der winteraktiv gewesen ist und der auf die sich im Frühjahr entwickelnde Phytoplanktongemeinschaft durch „grazing“ reagieren konnte. Untersuchungen zur Verdauungsenzymaktivität bei

Copepoden als Indikator für deren Freßaktivität, zeigen bei Tieren, die während des Winters an der Wasseroberfläche verweilen, eine erhöhte Enzymaktivität gegenüber denen, die sich in größeren Wassertiefen aufhalten (HIRCHE, 1979; 1983). Demzufolge kann der ausgeübte Freßdruck durch die an der Wasseroberfläche überwinternden herbivoren Copepoden die Zusammensetzung und das Ausmaß der Frühjahrsakkumulation von Phytoplankton beeinflussen (BATHMANN et al., 1990).

Es ist umstritten, welche Faktoren das „Erwachen“ der überwinternden Tiere im Frühjahr und damit die Metamorphose, die Reproduktion und den Aufstieg auslösen. Nach MARSHALL UND ORR (1972) erfolgt die Metamorphose unabhängig von der geographischen Breite. Dies impliziert, daß *C. finmarchicus* in den nördlichen Breitengraden häufig vor der Phytoplanktonblüte im Frühjahr laicht.

Andere Untersuchungen belegen für *C. finmarchicus* eine von Jahr zu Jahr unterschiedliche Laichperiode (TANDE UND HOPKINS, 1981; BÄMSTEDT, 1985). Bei diesen Tieren kann das Auslösen der Eiablage zu unterschiedlichen Jahreszeiten deutliche Auswirkungen auf die Entwicklung und Überlebenschancen der jungen Copepoditstadien haben. BÄMSTEDT UND TANDE (1988) beobachteten, daß bei einer herabgesetzten Frühjahrsblüte die Laichperiode sowohl bei *C. finmarchicus* als auch bei *Metridia longa* erst einen Monat später erfolgte. Dies führte insbesondere bei *C. finmarchicus* zu einer neuen Generation mit geringerer Bestandsgröße.

Kleine Bestände einer Generation können zu niedrigeren Beständen von Copepoden in der darauffolgenden Überwinterungsperiode führen (BÄMSTEDT, 1985; BÄMSTEDT UND TANDE, 1988). Die niedrige Zooplanktonabundanz in einer Wassertiefe von 500-1000 m von $40 \cdot 10^3 \text{ Ind m}^{-3}$, wie sie während der Februarausfahrt am Barentssee-Kontinentalhang vorgefunden wurde, kann somit auf geringe Vorjahresbestände zurückzuführen sein.

Ebenso können die Ursachen für die interannuellen Schwankungen im Bestand der aufsteigenden Populationen im variierten Freßdruck der Räuber (wie z.B. *Euchaeta norvegica* und Chaetognathen) in den Überwinterungstiefen liegen (MATTHEWS UND HEIMDAL, 1980).

Es wird angenommen, daß herbivore Copepoden, die während ihrer Überwinterung im tieferen Wasser nicht fressen, eine sehr niedrige Respirations- und Exkretionsrate haben, eine sehr geringe Verdauungsenzymaktivität aufweisen sowie keine Tag-Nacht-Wanderung durchführen (CONOVER UND CORNER, 1968; HIRCHE, 1983; SARGENT UND HENDERSON, 1986; BÄMSTEDT UND TANDE, 1988). Da ihre metabolische Aktivität im Winter herabgesetzt ist, stellt sich die Frage, wie sie diese Winterphase mit verminderter Nahrungsaufnahme überleben. Es wird einerseits vermutet, daß calanoide Copepoden während der Überwinterungsphase durch „grazing“ von Detritus und Mikrozooplankton ihren Bedarf an

Nitrat und Phosphat decken (JÖRGENSEN, 1962; BUTLER et al., 1969; PAFFENHÖFER UND STRICKLAND, 1970; CORNER et al., 1974, 1976; ANTIA, 1991). Andererseits postuliert MAYZAUD (1976) den Wechsel ihres Metabolismus von vorwiegend Protein- zu vorwiegend Lipidkatabolismus als mögliche Überlebensstrategie.

In der vorliegenden Untersuchung haben alle Copepoditstadien im Winter (März) sowohl ein hohes Trockengewicht (230-490 µg/Tier) als auch einen hohen Lipidanteil von 35%. Für *C. finmarchicus* liegen diese Ergebnisse im Bereich der Sommerwerte, wie sie im Juli, und von TANDE (1982) im Juni in Balsfjorden (Nordnorwegen) gemessen wurden. Die geringen Unterschiede des prozentualen Lipidanteils am Trockengewicht zwischen Sommer'91 und Winter'91 (Kap. 4.3) lassen vermuten, daß der Metabolismus während der Überwinterungsphase stark reduziert ist oder externe Energiequellen („grazing“ von Detritus und oder Mikrozooplankton) genutzt werden. Da der Ausgangswert für die Population im Winter'90 nicht bekannt ist, kann nicht ausgeschlossen werden, daß *Calanus finmarchicus* während der Überwinterungsperiode auch teilweise von seinen Lipidreserven zehrt.

Für die zuletzt genannte These spricht das ermittelte Kohlenstoff-/Stickstoff-Verhältnis (C:N), als ein Maß für den Lipid- und Proteingehalt der Tiere. Nach ROGERS (1927) bestehen Lipide aus 69,1% Kohlenstoff und 0,6% Stickstoff, Proteine dagegen aus 51,3% Kohlenstoff und 17,8% Stickstoff. Das C:N-Verhältnis der im Winter gefangenen Tiere von ca. 10,4:1 und der Lipidanteil von 35,17% am Trockengewicht deuten somit auf einen Proteinstoffwechsel hin. Aufgrund der hohen Lipidwerte müßte dabei der Lipidmetabolismus gering sein.

Ein sehr hoher Verbrauch der Lipidreserven während der Überwinterung ist unwahrscheinlich, da die Reserven auch für die Oogenese und Dotterbildung verwendet werden. Dies kann jedoch erst erfolgen, wenn durch die Aufnahme von „frischer Nahrung“ die fehlenden Elemente wie Stickstoff und Phosphor für die Eibildung gewonnen wurden.

Hohe spätwinterliche Lipidreserven bei Copepoden, die in polaren Breiten leben, wurden bisher bei vielen Arten in der Antarktis gefunden (HAGEN, 1988; SCHNACK-SCHIEL et al., 1991; KATTNER et al., 1994). Für die Arktis wird dieses jedoch nur für die Art *C. glacialis* beschrieben, die erst in der Endphase der Gonadenreifung einen hohen Lipid- und Wachsterverbrauch um 50% aufweist (HIRCHE UND KATTNER, 1993). In der vorliegenden Feldstudie wird gezeigt, daß auch *Calanus finmarchicus* diese Überwinterungsstrategie in der Arktis verfolgt.

Das oben beschriebene Szenario mit der geringen Aktivität des Zooplanktons spiegelt sich ebenfalls im Partikelfluß, durch eine geringe Sedimentation von Kotballen in der oberen Falle (610 m) wider. Ein leichter Anstieg der Copepodenkotballen von 114 auf 834 Kotballen $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ findet erst Ende April statt (Abb. 22). Dieser Anstieg dokumentiert sowohl die erhöhte Freßaktivität der in der Oberflächenschicht überwinterten Population als Reaktion auf das erhöhte Phytoplanktonwachstum, als auch den Beginn der Nahrungsaufnahme der aufsteigenden Population.

5.2.2 Frühjahr (Mai)

Zu dieser Jahreszeit wurde in den oberen 20 m der Wassersäule, bei ausreichender Lichtenergie für die Nettophotosynthese, eine Erhöhung des Phytoplanktonbestands auf maximal $2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ gemessen. Ungeachtet ausreichender Nährsalzkonzentrationen (Abb. 8) nahm die Phytoplanktonbiomasse nur geringfügig zu, da die Durchmischungstiefe (Abb. 7) bei der in dieser Jahreszeit noch geringen Sonneneinstrahlung mit 60 m bzw. 80 m sehr tief lag.

Die Vertikalverteilung des Zooplanktons zeigt eine Population von *C. finmarchicus* mit einer großen Anzahl an Copepoditstadien (CI-CV) und adulten Weibchen im Oberflächenwasser in 0-100 m Tiefe. Die CI- bis CIII-Copepoditstadien stellen die neue Generation dar, während die anderen CIV- und CV-Copepoditstadien sowie die adulten Weibchen sich aus der aufsteigenden Überwinterungspopulation zusammensetzen. Demnach vollzog sich im Untersuchungsgebiet die Reproduktion, die Reifung der Gonaden, die Eiablage und deren Entwicklung über Nauplien bis hin zu den Copepoditstadien im Zeitraum von Mitte März bis Mitte Mai.

Ähnliche Laichperioden von *C. finmarchicus* werden für die Grönlandsee (Anfang April), für den Bereich der norwegischen Küste (ab Mitte/Ende April), im nordnorwegischen Balsfjord (im April) und für den südlichen Teil der Barentssee (April/Mai) angegeben (SØMME, 1934; TANDE, 1982; HOPKINS et al., 1984; SMITH, 1990; UNSTAD UND TANDE, 1991). In der Eisrandzone nordwestlich von Spitzbergen reproduziert sich *C. finmarchicus* allerdings erst ab Mitte Mai (DIEL, 1991).

Die beginnende Reifung der Gonaden während der Wintermonate wird bei *C. finmarchicus* erst abgeschlossen, nachdem die Tiere Phytoplankton der Frühljahrsblüte gefressen haben, so daß Eiablage und Entwicklung der Nauplien in der Zeit eines großen Nahrungsangebotes stattfinden (MARSHALL UND ORR, 1952; TANDE UND HOPKINS, 1981; TANDE, 1982; HOPKINS et al., 1984).



Ein offenbar ähnlicher zeitlicher Ablauf zeigte sich auch bei *C. finmarchicus* am Barentssee-Kontinentalhang. Im Mai (Frühjahr) wurden die geringsten Lipid- und Körperkohlenstoffwerte gemessen. Von März bis Mai verloren die CV-Copepoditstadien 40% ihres Gehalts an Körperkohlenstoff, die adulten Weibchen wiesen mit 80% einen doppelt so hohen Verlust auf. Diese starke Abnahme des Körperkohlenstoffgehalts bei den adulten Weibchen resultiert primär aus dem Einsetzen der Eiproduktion. Im gleichen Zeitraum nahm das Trockengewicht der adulten Weibchen ebenfalls extrem von 490 µg auf 170 µg ab. Dies entspricht einem Gewichtsverlust von 65% zwischen der Winter- und der Frühljahrsausfahrt 1991. Bei *C. finmarchicus* besteht offensichtlich eine enge Kopplung zwischen Gewichtsverlust und Gonadenentwicklung. Im Balsfjord (Nordnorwegen) wurde die Gonadenentwicklung während der Überwinterungsperiode Anfang Januar beobachtet, welche ebenfalls mit einem Gewichtsverlust der adulten Weibchen einhergeht, wobei eine Gewichtsabnahme um 37% von 204 µg auf 128 µg im Zeitraum von Januar bis April beobachtet wurde (TANDE, 1982). Für die Art *C. finmarchicus*, die in der südlichen Barentssee vorkommt und aus der Norwegensee stammt, wird von TANDE et al. (1985) eine Laichperiode von April bis Mai angegeben. Diese Aussage steht sowohl im Einklang mit dem gemessenen Gewichtsverlust und der Abnahme des Kohlenstoff- und Lipidgehalts als auch mit dem Auftreten von jungen CI- bis CIII-Copepoditstadien im Frühjahr (Ende Mai).

Die Ursache der Abnahme des Lipid- und Gesamtkörperkohlenstoffgehalts bei den CV-Stadien läßt sich damit nicht erklären. Offenbar werden zwischen März und Mai fast alle Körperreservefette verbraucht. Eventuell benötigen die Tiere die gespeicherten Energiereserven, um die notwendigen Metabolite zur weiteren Entwicklung zum adulten Stadium zu synthetisieren (CORNER UND O'HARA, 1986). Sicher wäre auch hier eine zusätzliche Versorgung über „frische Nahrung“ mit Spurenstoffen wie Stickstoff, Phosphor und Spurenmetalle notwendig.

Betrachtet man die Nährsalzprofile (Abb. 8), so nimmt der Nitratgehalt in den oberen 150 m der Wassersäule von ca. 12 µmol NO₃ im März auf 8 bzw. 9 µmol NO₃ im Mai ab. Unter der Voraussetzung, daß das „verlorene“ Nitrat direkt zum Aufbau von Chlorophyll verwendet wird, folgt aus dem mittleren molaren Aufnahmeverhältnis von C:N = 106:16 (REDFIELD et al. 1963) und C:Chl *a* = 50:1, daß das über die oberen 150 m integrierte Chlorophyll nur einem Drittel dessen entspricht, was maximal durch Nitrataufnahme des wachsenden Phytoplanktons in Chlorophyll *a* hätte umgewandelt werden können.

Die Differenz zwischen berechneten und gemessenen Chlorophyllwerten könnte durch „grazing“ des Zooplanktons entstanden sein und folglich bedeuten, daß Metamorphose,

Reproduktion, Reifung der Gonaden und Eiproduktion sowohl auf Basis der Lipidreserven als auch durch die Aufnahme von „frischer Nahrung“ stattfanden.

Bei der zweitwichtigsten Copepodenart *Metridia longa* wurde eine ähnliche zeitliche Änderung des Lipidgehalts wie für *C. finmarchicus* gemessen. Dies steht im Widerspruch zu den Aussagen der Untersuchungen von BÅMSTED UND TANDE (1988), daß die Art *Metridia longa* für den Beginn der Gonadenreifung und der Eiablage zwingend „frische Nahrung“ benötigt.

Der ausgeübte Freßdruck auf die heranwachsende Phytoplanktongemeinschaft durch die an der Wasseroberfläche überwinterte Population und durch die aufsteigende Population von *C. finmarchicus* bewirkte zum einen die Unterdrückung einer sich entwickelnden Phytoplanktonblüte und zum anderen eine erhöhte Produktion von Kotballen, wie sie im Mai in der Wassersäule beobachtet wurde, sich aber in der 610 m-Falle (Abb. 22) nicht wiederfindet. Ähnliche Ergebnisse wurden auch am Vøring Plateau im Mai beobachtet, wo weniger als 5% der Copepodenkotballen aus der euphotischen Zone, bezogen auf den „Kotballen-standing stock“, in den Fallen wiedergefunden wurden (BATHMANN et al., 1987). Auch die geringe Sedimentation von Chlorophyll *a* und Phaeopigmenten (PEEKEN, pers. Mitt.), die keine wesentliche Veränderung zu den Vormonaten zeigt, bestätigt, daß kein Absinken einer Phytoplanktonblüte stattgefunden hat.

5.2.3 Spätsommer (Juli):

Im Sommer wurde in 20 m Wassertiefe eine Sprungschicht angetroffen (Abb. 9), oberhalb derer, gegenüber der Maiausfahrt, eine deutliche Abnahme sowohl des Chlorophyllgehalts als auch der Nährsalzkonzentration zu beobachten war. Die dennoch für ein Phytoplanktonwachstum noch ausreichende Nährsalzsituation an der Wasseroberfläche steht im Widerspruch zu der korrespondierenden Chlorophyllabnahme (Abb. 9). Dies deutet möglicherweise auf eine verlangsamte Entwicklung der Phytoplanktongemeinschaft hin. Ähnliche Ergebnisse erhielten TANDE UND WASSMANN (1994) auf dem nordnorwegischen Schelf im Rahmen des OMEX-Projekts, wo sie zwischen März und Oktober 1994 eine Abnahme der Nährsalze bei gleichzeitigem Ausbleiben der Frühlingsblüte vorfanden, die vermutlich auf vom Mai an herrschendes „grazing“ des Meso- und Makrozooplanktons zurückgeht. Dieses Phänomen wird auch in der Norwegensee beobachtet (PEINERT et al., 1987), wo die Dezimierung der Phytoplanktongemeinschaft durch das „grazing“ des herbivoren Zooplanktons im Frühjahr keine Akkumulation von Diatomeen zuläßt. Ein vergleichbarer

Prozeß kann auch am Barentssee-Kontinentalhang stattgefunden haben. Unter Berücksichtigung des CV-Entwicklungsstadiums von *C. finmarchicus* und der adulten Weibchen, die zusammen eine Biomasse von $0,458 \text{ g C m}^{-2}$ in den oberen 100 m der Wassersäule haben, kann folgendes angenommen werden: Bei einer täglichen Ingestionsrate zwischen 0,5 und 16,8% für CV-Stadien bzw. 2,8 bis 32% des Körperkohlenstoffs für adulte Weibchen (TANDE UND BAMSTEDT, 1985; BARTHEL, 1986) kann dieser Bestand insgesamt zwischen 0,02 und 0,09 g C der Primärproduktion pro Tag aufnehmen, mit der Folge, daß fast die gesamte Primärproduktion mit Werten zwischen $0,173 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und $0,238 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (über die produktive Zone von 0-40 bzw. 50 m integriert; REITMEIER, 1994) durch die herbivoren Zooplankter weggefrassen würde. Vergleichbare Ergebnisse liegen weiter südlich in der Norwegensee, vom Vøring Plateau vor. PEINERT et al. (1987) berichtet von einer erheblich höheren Primärproduktion mit durchschnittlich $0,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und einem „grazing“ von mehr als $0,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ durch *C. finmarchicus*.

Das würde bedeuten, daß auch am Barentssee-Kontinentalhang, wie auch auf dem Vøring Plateau, der Phytoplanktonbestand von herbivoren Zooplanktern kontrolliert werden kann.

Die quantitative Betrachtung der verschiedenen Entwicklungsstadien von *C. finmarchicus* im Spätsommer (Abb. 12) führt zu der Frage, ob die angetroffene Oberflächenpopulation von CII- und CIII-Copepoditstadien bereits eine neue Generation darstellt oder ob sie einer zweiten Population angehört. Nach CORKETT et al. (1986) kann die Entwicklung vom Nauplien- (NI) zum Copepoditstadium (CV) bei einer Wassertemperatur von 3°C innerhalb von 64 Tagen ablaufen und verkürzt sich im Sommer bei 5°C auf 48 Tage. Demnach wäre es möglich, daß sich bei der gemessenen Wassertemperatur von ca. 7°C die Copepoditstadien von Ende Mai bis Mitte Juli (61 Tage) zu adulten Weibchen mit reifen Gonaden entwickelt haben, die unter den herrschenden Nahrungsbedingungen noch zur Eiablage kamen. Die Entwicklung der Eier über Nauplien bis zum CIII-Copepoditstadium hätte sich dann in diesem Zeitraum vollzogen. Analoges vermutet DIEHL (1991) für *C. finmarchicus* in der Framstraße. Sie fand heraus, daß in der östlichen Framstraße Mitte Juli die CI- bis CIII-Copepoditstadien einer zweiten Generation angehörten, während sich die CIV- und CV-Entwicklungsstadien aus der Brut des Frühjahrs (erste Generation) entwickelt hatten. Auch in der südlichen Barentssee führt HASSEL (1986) die im Mai und August gefundene Dominanz von CIII-Copepoditstadien auf diese Entwicklung zurück, wobei weiter nördlich sogar jüngere CI- und CII-Stadien noch überwogen.

Es ist daher nicht auszuschließen, daß die in dieser Untersuchung im Juli angetroffenen CI- bis CIII-Copepoditstadien Nachkommen der adulten Weibchen sind, die im Mai an der Wasseroberfläche (0-100 m) vorhanden waren und erst später im Jahr mit ihrer

Gonadenreifung, ihrer Eiproduktion und dem Laichen begannen. Diese adulten Weibchen würden dann die zweite Population bilden (Abb. 26).

Eine endgültige Klärung kann nicht erfolgen, da die Möglichkeit einer von Ende Mai bis Anfang/Mitte Juli anhaltenden Eiproduktion berücksichtigt werden muß. Dieses wiederum kann unter anderem, die für den Monat Juli im Vergleich zum März geringen Individuenzahlen der CII- und CIII-Copepoditstadien erklären.

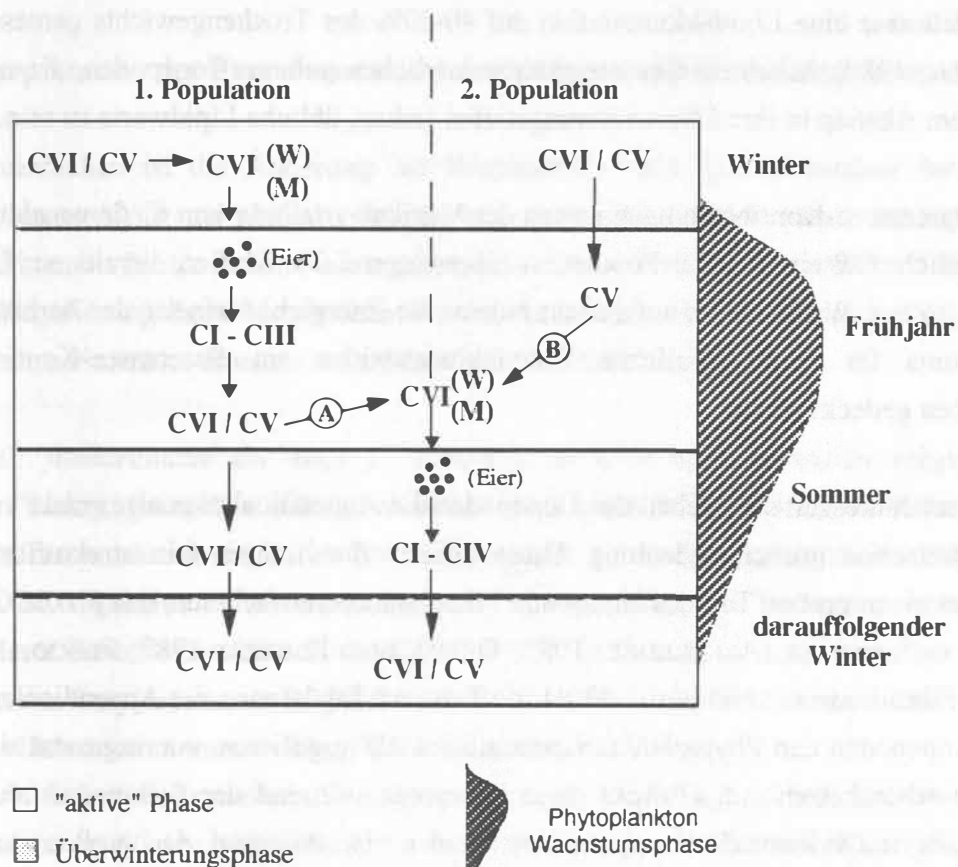


Abb. 26: Hypothetischer Lebenszyklus von *C. finmarchicus* am Barentssee-Kontinentalhang. Die mit Kreisen gekennzeichneten Buchstaben A und B bezeichnen die möglichen Entwicklungspfade zweier Populationen.

Die über das Frühjahr bis in den Sommer von den Copepoditstadien aufgenommene Nahrung reichte offenbar aus, um eine Entwicklung bis zum CV-Copepoditstadium bzw. zu adulten Weibchen zu vollziehen; eventuell wurde sogar noch eine neue Generation gebildet. Im Sommer hingegen wird die aufgenommene Nahrung vorwiegend vom CV-Copepoditstadium in Lipidreserven umgewandelt, deren Anteil am Körpertrockengewicht ca. 43% betrug (Abb. 18); ähnliche Lipidanteile werden auch von TANDE UND HENDERSON (1988) für *C. glacialis* im Juli mit 48% angegeben.

Die antarktische Copepodenart *C. acutus* entspricht in ihrer Bedeutung *C. glacialis* im polaren Gebiet der Arktis. Da auch bei dieser Art während des Sommers im südlichen Weddellmeer eine Lipidakkumulation auf 40-50% des Trockengewichts gemessen wurde (HAGEN, 1988), scheinen dies bei spätsommerlichen polaren Copepoden, die unmittelbar vor dem Abstieg in ihre Überwinterungstiefen stehen, übliche Lipidwerte zu sein.

Am Barentssee-Kontinentalhang ist aus der Vertikalverteilung von *C. finmarchicus* im Juli ersichtlich, daß ein Teil der Population (überwiegend CV-Stadien) bereits zur Überwinterung größere Wassertiefen aufgesucht haben; die Energiebedürfnisse des herbivoren Zooplanktons für deren jährlichen Entwicklungszyklus am Barentssee-Kontinentalhang scheinen gedeckt zu sein.

In dieser Jahreszeit sind neben den Copepoden die Appendicularien als „grazer“ des Phytoplanktons von großer Bedeutung. Diese können durch ihren fein strukturierten Filterapparat einen großen Teil des Nano- und Pikoplanktons aufnehmen, das für die Copepoden nicht verfügbar ist (ALLDREDGE, 1981; DEIBEL UND POWELL, 1987; FLOOD, 1991). Mit einer Filtrationsrate von bis zu 300 ml pro Tier und Tag können die Appendicularien neben den Copepoden den Phytoplankton „standing stock“ regulieren, vorausgesetzt sie treten in hohen Abundanzen auf. Obwohl diese Larvaceen während der Sommerausfahrt nur mit geringen Individuenzahlen angetroffen wurden, ist aufgrund der großen Anzahl von Appendicularienkotballen in den Sinkstofffallen von einer Unterschätzung ihrer Abundanz und Biomasse auszugehen.

Im Juli wurde in der 610 m tiefen Sinkstofffalle eine Abnahme des Kohlenstoffflusses gegenüber dem Juni gemessen (Abb. 24). Entsprechende Sedimentationsmuster spiegeln sich bei den Kotballen sowohl in der Anzahl als auch im Kohlenstoffgehalt wider. Diese Abnahme im Sedimentationsfluß ist ein Abbild des Ausklings der Produktivität (Phytoplankton) und der gesteigerten Freßaktivität des herbivoren Mesozooplanktons in der euphotischen Zone, was sich ebenfalls im mit 40% deutlich höheren Anteil von intakten und fragmentierten Kotballen am gesamten POC-Fluß zeigt.

Die abnehmende Konzentration des Phytoplanktons in dieser Phase wird durch die nur noch geringen Chl *a*-Konzentrationen bestätigt (v. BODUNGEN et al. 1995). Der geringe Beitrag von Copepodenkotballen am POC-Fluß über den gesamten Zeitraum der vorliegenden Untersuchung deckt sich mit den bisher in der Literatur für dieses Gebiet beschriebenen Werten von kleiner 1-20% (SMALL et al., 1983; BATHMANN et al., 1987; LANE et al., 1994). Um den Einfluß von Copepoden auf den Transfer von organischem Material im marinen Ökosystem zu verifizieren, sind im Labor Respirations- und Exkretionsmessungen durchgeführt worden, deren Ergebnisse im folgenden diskutiert werden.

5.3 Interpretation der Experimente und deren Bedeutung für die Felduntersuchung

In Laborversuchen ist die Änderung der Respirations- und Exkretionsraten der Arten *Calanus finmarchicus* und *Calanus hyperboreus* unter Abwesenheit von Nahrung sowie unter niedrigen bis hin zu hohen Nahrungskonzentrationen verfolgt worden. Um Aufschluß über die Regulierung ihres Metabolismus unter den oben genannten verschiedenen Nahrungskonzentrationen zu erhalten wurde das O:N-Verhältnis herangezogen.

Sowohl *C. finmarchicus* als auch *C. hyperboreus* CV-Copepoditstadien zeigten bei fehlendem Nahrungsangebot (filtriertes Seewasser) einen herabgesetzten Metabolismus gegenüber Tieren, denen ein hohes Nahrungsangebot zur Verfügung stand. Im Vergleich zu den in FSW gehaltenen Tieren, stellte sich bei den gefütterten Tieren ein nur geringfügig höherer Sauerstoffverbrauch von 0,10 bis 0,18 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ein. Deutliche Unterschiede in der Respirationrate (0,30 bis 0,90 $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$) wurden erst bei extrem hohen Chlorophyllkonzentrationen ($> 24 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$) gemessen (Tab. 8).

Die extrem hohen Exkretionsraten zwischen 0,13 und 2,28 $\mu\text{g N Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ der ersten Versuchsreihe resultieren vermutlich aus einer Kontamination der Proben und werden nicht weiter betrachtet.

In der weiteren Diskussion folgt eine kurze theoretische Erörterung des molaren Aufnahmeverhältnisses von Sauerstoff und Stickstoff als ein Indikator des für den Metabolismus benutzten Substrats. Anschließend werden die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe unter Bezugnahme auf die Lipidmessungen der Felduntersuchungen diskutiert.

Für eine vollständige Oxidation partikulären organischen Materials (POM) werden bei einem durchschnittlichen molaren Aufnahmeverhältnis von C:N:P = 106:16:1 (REDFIELD et al., 1963) 276 Sauerstoffatome benötigt. Somit sind für die Oxidation von einem

Stickstoffatom 276:16 = 17,25 Sauerstoffatome nötig. Dieses Verhältnis von Sauerstoffverbrauch und Stickstofffreisetzung würde bei Copepoden auf die Verwertung von POM im Redfield-Verhältnis hinweisen. Besitzt das Substrat jedoch eine andere Zusammensetzung als das oben angegebene POM und besteht das Substrat zudem aus Lipiden und Kohlenhydraten mit wenig Stickstoff, dann resultiert daraus ein O:N-Verhältnis, das wesentlich höher als 17,25:1 ist. Abhängig von der Kohlenstoff- und Stickstoffzusammensetzung würde das O:N-Verhältnis den geringsten Wert annehmen, wenn das Substrat nur aus Protein bestünde. Bei einem Protein mit 16% Stickstoff und 45% Kohlenstoff würde sich ein O:N-Verhältnis von 8,2:1 ergeben (CONOVER UND CORNER, 1968). Nach MAYZAUD (1976) stellt sich bei der Oxidation des Körperproteins von *C. finmarchicus* ein O:N-Verhältnis von 4:1 ein. Bei der Oxidation eines Substrats, welches nur aus Protein besteht, geben MAYZAUD UND CONOVER, 1988 ein O:N-Verhältnis zwischen 3 und 16:1 an, während bei einem anteilig gleichen Verbrauch von Protein und Lipid das O:N-Verhältnis zwischen 50 und 60:1 liegen kann.

Demnach wäre in der zweiten Versuchsserie zu erwarten, daß bei den Tieren, die über den Untersuchungszeitraum von vier Tagen keine Nahrung (FSW) erhalten haben, sich ein O:N-Verhältnis einstellt, das auf den Abbau ihres körpereigenen Proteins und/oder auf die Benutzung ihrer Lipidreserven hinweist. Das O:N-Verhältnis mit Werten zwischen 5,3 und 14,6:1 bei den Tieren im FSW deutet auf einen Proteinabbau hin. Es wurde im Verlauf der vier Untersuchungstage (Tab. 6) jedoch ein stetiger Anstieg im O:N-Verhältnis beobachtet. Dies läßt vermuten, daß über die Zeit vermehrt Lipide aufgezehrt wurden. Die Tiere mit einer kontinuierlichen Nahrungsgrundlage zeigten einen leichten Anstieg der O:N-Verhältnisse von 6 auf 9:1 bzw. eine Abnahme von 7 auf 4:1. Daraus läßt sich ableiten, daß die Energie für ihre metabolischen Prozesse hauptsächlich aus der proteinhaltigen Nahrung stammt.

Die hier gefundenen O:N-Verhältnisse für *C. hyperboreus* liegen im Bereich dessen, was für *C. glacialis* aus der Barentssee im Mai und Juni (O:N = 3-10:1) bestimmt wurde (BAMSTEDT UND TANDE, 1985). Andererseits haben IKEDA UND SKJOLDAL (1989) für dieselbe Jahreszeit und dasselbe Gebiet erheblich höhere Werte (O:N=18,3-49,7:1) für *C. glacialis* gefunden, die eher auf einen Mischmetabolismus aus Lipiden und Proteinen schließen lassen. IKEDA UND SKJOLDAL (1989) geben als mögliche Begründung für die vergleichsweise großen Unterschiede zu den Werten von BAMSTEDT UND TANDE (1985) ein nicht völlig algenfrei filtriertes Seewasser bei deren Experimenten an, so daß den Tieren ungewollt während der Experimente Nahrung zur Verfügung stand. Da dieses Problem in der vorliegenden Untersuchung auszuschließen ist, kann man die Werte (O:N=5-14,5:1) durchaus als repräsentatives Ergebnis für *C. hyperboreus* in dieser Jahreszeit bezeichnen.

Eine Änderung der Respirationsrate kann auch durch unterschiedliche Wassertemperaturen hervorgerufen werden (HIRCHE, 1987). Da in der vorliegenden Arbeit die Experimente in einem temperaturkonstanten Raum bei quasi *in situ*-Temperatur (5°C) durchgeführt wurden, ist eine darauf zurückzuführende Verfälschung der Werte ebenfalls auszuschließen.

Am Barentssee-Kontinentalhang ist im Frühjahr durch ein ansteigendes Wachstum der Phytoplanktongemeinschaft ein erhöhtes Nahrungsangebot für herbivore Zooplankter mit reichlich Proteinen und Kohlehydraten bis in den Sommer hinein verfügbar. In dieser Zeit wird ein Teil der Nahrung in einem je nach Nahrungszusammensetzung variierenden O:N-Verhältnis zur Erhaltung ihres Metabolismus verbraucht. Ein weiterer Teil der Nahrung wird in Reservestoffe (Lipide) umgesetzt, wie es durch die höheren Lipidkonzentrationen im Sommer deutlich wird (Kap. 4.3). Mit dem Ende des Sommers und Anfang des Winters ist bei ausbleibender Phytoplanktonnahrung ein gleichmäßiger Verbrauch von Proteinen und Lipiden anzunehmen, das zu einem Ansteigen des O:N-Verhältnisses führt. Der Lipidverbrauch spiegelt sich jedoch nur geringfügig in den Lipiddaten vom Winter '93 wider, wo eine Abnahme des prozentualen Lipidanteils am Trockengewicht von 43,21% auf 39,23% bei *C. finmarchicus* gemessen wurde (Kap. 4.3). In den Wintermonaten kann jedoch der Metabolismus bei überwinternden Copepoden so herabgesetzt sein, daß nur geringe Mengen an Lipiden und körpereigenen Proteinen verbraucht werden. Das hohe Trockengewicht von 0,4 mg Ind⁻¹ mit einem Lipidanteil von 35,17% im Winter '91 (März) läßt vermuten, daß während der Überwinterungszeit weder körpereigenes Protein noch Lipid in großen Mengen zur Erhaltung ihres Metabolismus verbraucht wurde.

Die Exkretion von Ammonium durch das Zooplankton besitzt einen besonderen Stellenwert als Stickstoffquelle für die Phytoplanktonproduktion innerhalb der regenerierten Produktion (MCCARTHY, 1972; EPPLEY et al., 1973; HARRISON, 1978). Am Beispiel von *Calanus* zeigten BUTLER et al. (1970), daß die durch „grazing“ des Phytoplanktons aufgenommene Stickstoffmenge zu 26,8% für das Wachstum verbraucht und zu 35,7% als Ammonium exkretiert wird. Der Prozentsatz an ausgeschiedenem Stickstoff steht dem Phytoplankton wieder als Nahrung zur Verfügung. Über ein Drittel (37,5%) des aufgenommenen Stickstoffs sedimentiert in Form von Kotballen aus der euphotischen Zone und steht somit primär für den Stickstoffkreislauf nicht mehr zur Verfügung. Die Ammoniummenge, die durch das Zooplankton produziert wird, variiert in Abhängigkeit der Quantität und Qualität (siehe Kap. 4.5) der aufgenommenen Nahrung (BIDIGARE, 1983). Der Stickstoffbedarf des Phytoplanktons kann jedoch nur zu maximal 50% aus der Ammoniumexkretion des Zooplanktons (> 200 µm) gedeckt werden.

Die bislang verfügbaren Erkenntnisse bedürfen weiterer Klärung, um die synergistischen Prozesse zwischen dem Metabolismus des Mesozooplanktons und der Bereitstellung von regeneriertem Stickstoff in der regenerierten Produktion zu beschreiben.

Bevor im weiteren auf den Partikelfluß und in diesem Zusammenhang auf die Bedeutung der Kotballen eingegangen wird, soll kurz die Problematik der Messung des Partikelflusses mit Hilfe von Sinkstofffallen diskutiert werden.

5.4 Problematik der Verwendung von Sinkstofffallen und Ergebnisse der Kurzzeitverankerung am Barentssee-Kontinentalhang

Fallenproblematik

Der Einsatz von Sinkstofffallen zur Erfassung des vertikalen Partikelflusses erfolgt im ozeanischen Bereich erst seit Mitte der siebziger Jahre (ZEITZSCHEL et al., 1978; HONJO, 1978). Sie stellen ein ideales Werkzeug für die hochauflösende räumliche und zeitliche Erfassung der Menge und Zusammensetzung des vertikalen Partikelflusses dar (v. BODUNGEN, 1989). Ihr Einsatz ist allerdings, bezogen auf ihre Fangeigenschaften nicht unumstritten (BUTMAN et al., 1986; BAKER et al., 1988; BUESSELER, 1991; GUST et al. 1992). Die wesentlichen Probleme bei der Interpretation von Fallendaten ergeben sich aus der Positionierung der Fallen in unterschiedlichen Tiefenhorizonten, der *in situ*-Konservierung der gesammelten Proben für die Einsatzdauer der Fallen und dem Phänomen der „swimmer“ (GARDNER et al., 1983, BLOESCH, 1988; v. BODUNGEN, 1989). Die „swimmer“ sind Zooplanktonorganismen, die aktiv in die Fallen hineinschwimmen und durch das zugesetzte Gift in den Fallen sterben. Sie können bis zu 90% des Kohlenstoffgehalts des Fallenmaterials ausmachen (MICHAELS et al., 1990; SILVER UND GOWING, 1991). Weitere Fehleinschätzungen des Partikelflusses können durch „biologische Störungen“ hervorgerufen werden. Hierzu gehören die täglichen Vertikalwanderungen des Metazooplanktons (Copepoden, Pteropoden, Ostracoden, Appendicularien) in den oberen 700 m und die des Mikronektons (Amphipoden, Chaetognathen, Decapoden) bis in ca. 1500 m Wassertiefe (FOWLER UND KNAUER, 1986; v. BODUNGEN, 1989; SILVER UND GOWING, 1991). Sinkstofffallen, die unterhalb dieser Tiefen liegen, gelten als davon unbeeinflusst und sollten somit den „realen“ Partikelfluß abbilden. Ungeachtet aller Kritik sind die Sinkstofffallen auch heute „state of the art“ und damit das geeignete Werkzeug zur Untersuchung der zeitlichen sowie räumlichen Variabilität und Intensität des Partikelflusses in der Wassersäule.

Ergebnisse der Kurzzeitverankerung

Die Menge und Zusammensetzung des Partikelflusses spiegelt sowohl die jahreszeitlichen Abläufe mit Beginn und Ende der Wachstumsperiode des Phytoplanktons als auch die zeitweilige Entkopplung des Phytoplanktonwachstums vom pelagischen Nahrungsnetz wider (EPPEY UND PETERSON, 1979; v. BODUNGEN, 1986, 1989; PEINERT et al., 1987). Dies führt, wie hinreichend dokumentiert, am Ende von Frühlingsblüten zu Sedimentationspulsen, die sich noch in der Tiefsee nachweisen lassen (v. BODUNGEN et al., 1981, 1991a; SMETACEK, 1984; LAMPITT, 1985; THIEL et al., 1988/89; BATHMANN et al., 1990; WASSMANN, et al., 1990, 1991; WASSMANN UND SLAGSTAD, 1993; BAUERFEIND et al., 1994).

Aufgrund der am Barentssee-Kontinentalhang gemessenen bodennahen Trübezonen (GERLACH UND GRAF, 1990) wurde die vorliegende Verankerungsstudie als hochauflösende Kurzzeitverankerung mit drei Sinkstofffallen konzipiert. Zwei Fallen wurden über dem Meeresboden in 100 m und 210 m Tiefe plziert, um den Eintrag lateral advektierten Materials im unmittelbaren Einflußbereich des Kveitehola-Troges, wie in HONJO (1990) bereits für dieses Gebiet beschrieben, zu untersuchen. Als Referenz für den Partikelfluß unterhalb der saisonal durchmischten Schicht diente eine weitere Falle in 610 m Wassertiefe. In Tabelle 10 ist die Sedimentation von Kotballenkohlenstoff (FPC) sowie lithogenem und biogenem Material für den Untersuchungszeitraum zusammengestellt. Generell nimmt die Sedimentation mit der Tiefe der Sinkstofffallen zu. Die Zunahme des biogenen Anteils in den Fallen ist jedoch wesentlich geringer als die Zunahme an lithogenem Material (Tab. 10). Dies weist auf erhebliche Resuspension und/oder lateralen Transport hin.

Tab. 10: Vergleich der Sedimentation (g m^{-2}) von biogenem und lithogenem Material sowie Kotballenkohlenstoff (g C m^{-2}) in der jeweiligen Tiefe der Sinkstofffallen während der Verankerungsphase (16. März - 23. Juli 1991) am Barentssee-Kontinentalhang.

Tiefe (m)	biogenes Material (g m^{-2})	lithogenes Material (g m^{-2})	Kotballenkohlenstoff (FPC) (g C m^{-2})
610	9,71	1,07	0,074
1840	10,40	12,46	0,297
1950	12,41	25,98	0,355

$$\begin{aligned}
 \text{biogenes Material} &= \text{CaCO}_3 + (\text{PSi} + \text{DSi als SiO}_2) + 2 * \text{POC} \\
 \text{TG}_{\text{gesamt}} &= \text{TG}_{\text{lithogen}} + \text{TG}_{\text{biogen}} \Rightarrow \\
 \text{lithogenes Material} &= \text{TG}_{\text{gesamt}} - \text{TG}_{\text{biogen}} \\
 \text{FPC} &= \text{Summe Kohlenstoff der „intakten“ Kotballen} \\
 &\quad (\text{Appendicularien, Ostracoden, Copepoden und} \\
 &\quad \text{Euphausiaceen})
 \end{aligned}$$

mit PSi = partikuläres Silikat

DSi = gelöstes Silikat

POC = partikulärer organischer Kohlenstoff

TG = Trockengewicht

Weitere Untersuchungen an den Sinkstoffallenproben, wie n-Alkane (THOMSEN, 1993a), Pigmente (PEEKEN, pers. Mitt.) und Isoprenoid-Verbindungen (MAABEN, 1994) zeigen ebenfalls eine deutliche Zunahme mit der Tiefe.

Demnach befanden sich die beiden tieferen Sinkstoffallen unter dem Einfluß von Resuspension und Lateraltransport, wobei auch sehr „frisches“ biogenes Material wie z.B. Pigmente und Chlorophyll *a* (PEEKEN, pers. Mitt.) advektiert wurde.

Für das gleiche Fangintervall (27. März bis 28. Juli) wurde gegenüber der weiter nordwestlich gelegenen Verankerung von Honjo (1990) mit einer Sinkstoffalle in 1700 m Tiefe, in der hier durchgeführten Verankerungsstudie (BI-2) in 1840 m Falltiefe das vierfache an lithogenem Material angetroffen. Dies legt den Schluß nahe, daß an der vorliegenden Fallenposition der direkte Einfluß des Ausstroms kaskadenartiger Wassermassen durch den Kveitehola-Trog zu einer Erhöhung der mitgeführten Sedimentfrachten führt. In Kapitel 5.5 werden diese Prozesse differenziert diskutiert.

5.5 Die Bedeutung von Kotballen für den Partikelfluß

In bisherigen Untersuchungen wird die Bedeutsamkeit der Kotballen für den vertikalen Export von Kohlenstoff unterschiedlich dargestellt. So wurden für Copepodenkotballen Anteilwerte am POC-Fluß von kleiner als 1% bis hin zu 20% gefunden (SMALL et al., 1983; BATHMANN et al., 1987; LANE et al., 1994). Andererseits können diese Kotballen bei geringer Gesamtsedimentation im Winter bis zu 95% des POC-Flusses stellen (BATHMANN et al., 1987). In anderen Systemen können hohe Sedimentationsraten von Kotballen nahezu

ausschließlich für den gesamten POC-Fluß verantwortlich sein. So wurde in der Antarktis für Krillkotballen ein Anteil von 95% (v. BODUNGEN et al., 1987) und in oligothrophen Gebieten für Chaetognathenkotballen ein Prozentsatz von 57,7% (DILLING UND ALLDREDGE, 1993) am POC-Fluß bestimmt. Daß die Menge an sedimentierten Kohlenstoff, z.B. durch Salpenkotballen, den Energiebedarf des Makrobenthos um 80% überschreiten kann, zeigten WIEBE et al. (1979).

Die in der vorliegenden Untersuchung gewonnen Ergebnisse belegen, daß das pelagische System am Barentssee-Kontinentalhang im Untersuchungszeitraum deutlich unter dem Einfluß der herbivoren Copepoden stand. Die Interaktionen zwischen Primärproduktion und „grazing“ führen zu einer hohen Produktion von Kotballen, die wiederum als potentiell schnell sinkende Partikel einen Verlust biologisch wichtiger Substanzen für das pelagische System bedeuten.

Die Produktionsrate von Kotballen durch Copepoden ist von vielen Faktoren abhängig und schwankt beträchtlich. Es zeigte sich, daß selbst im Frühjahr während der höchsten biologischen Aktivität des Phyto- und Zooplanktons in der Wassersäule nur ein sehr geringer Prozentsatz der von Copepoden produzierten Kotballen in den Sinkstofffallen als Kotballenkohlenstoff wiederzufinden war. Dies könnte durch höhere Verlustraten zwischen Produktion und Sinken verursacht worden sein.

MARSHALL UND ORR (1955), GAUDY (1974), GAMBLE (1978), HONJO UND ROMAN (1978), PAFFENHÖFER UND KNOWLES (1979) und SMALL et al. (1979) berichten von Copepoden-kotballenproduktionen zwischen 20 und 200 Kotballen pro Tier und Tag. In Laborexperimenten ermittelte NOJI (1989) für adulte Weibchen von *Calanus finmarchicus*, abhängig von der Futterkonzentration, eine Produktion von 30 bis 190 Kotballen pro Tag und Tier. MARSHALL UND ORR (1972) fanden einerseits zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien keine Änderung in der Kotballenproduktion bei *Calanus*, andererseits erwähnen sie Beispiele, in denen die tägliche Kotballenproduktion für das CV-Copepoditstadium und für adulte Weibchen unterschiedlich ist (Tab. 11):

Tab. 11: Änderung der Kotballenproduktion von *C. finmarchicus*, Copepoditstadium CV und adulte Weibchen unter drei verschiedenen Bedingungen A, B, und C nach MARSHALL UND ORR (1972).

	A	B	C
CV	23,2	18,3	37,6
CVI (W)	43,6	71,3	23,6

Im ersten Fall **A** wird die Freßintensität von CV-Entwicklungsstadien mit frisch gehäuteten adulten Weibchen CVI (W) aus der Überwinterungsperiode verglichen. Dieses würde in etwa dem Zeitraum Ende März bis Anfang April im Untersuchungsgebiet entsprechen.

In der zweiten Situation **B** erhalten beide Entwicklungsstadien ein hohes Futterangebot (genaue Angaben zur Nahrungskonzentration fehlen). Diese Konstellation ist mit der Situation im Frühjahr am Barentssee-Kontinentalhang (Chlorophyllkonzentration $2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$) vergleichbar.

Im dritten Fall **C** wird die Kotballenproduktion der neu gebildeten Generation (CV) erfaßt, was im Untersuchungsgebiet nochmals der Frühjahrssituation (Mai), mit im Vergleich zur alten Generation erhöhter Kotballenproduktion entspräche.

Für das Untersuchungsgebiet nahe der Fallenposition im Frühjahr (Mai) würde eine nach den Daten von MARSHALL UND ORR (1972) durchgeführte grobe Abschätzung der Kotballenproduktion durch *C. finmarchicus* CV-Entwicklungsstadien und adulte Weibchen Werte von $1,3 \cdot 10^6$ Kotballen pro m^2 und Tag in den oberen 500 m der Wassersäule ergeben. In der ersten Falle (610 m) wurden jedoch nur 176 „intakte“ Kotballen pro m^2 und Tag gefunden. Dies entspricht nur 0,01% der produzierten Kotballen. Selbst wenn sämtliche „fragmentierte“ Kotballen der Art *C. finmarchicus* zugeordnet würden, erhöhte sich der Anteil der sedimentierten Kotballen an der berechneten Ausgangsmenge lediglich auf 0,3%. Dieser Vergleich und die Beobachtungen am Barentssee-Kontinentalhang im Mai von reichlich vorhandenen Kotballen in der Wassersäule deuten darauf hin, daß die Kotballen von *C. finmarchicus* zum größten Teil in der Wassersäule wiederverwertet werden. GONZÁLEZ et al. (1994) berichten aus dem Bjørnafjorden (Norwegen), daß nur zwischen 6% und 22,2% der täglichen Kotballenproduktion aus den oberen 100 m der Wassersäule in der darunterliegenden Sinkstoffalle wiedergefunden werden.

Das Mißverhältnis zwischen Produktion und Sedimentation von Copepodenkotballen in der hier vorgestellten Arbeit läßt auf verschiedene Ursachen schließen, die dazu führen, daß nur ein geringer Prozentsatz des produzierten Kotmaterials aus der durchmischten Schicht zum vertikalen Partikelfluß beiträgt:

1. Die Besiedlung der Kotballen durch Bakterien und Protisten, die die peritrophe Membran teilweise abbauen, hat zur Folge, daß Wasser und gelöste Substanzen eindringen. Dies führt zu einer Volumenvergrößerung der Kotballen, die dann in der Wassersäule verbleiben oder nur sehr langsam absinken (**Coprochalie**; Noji, 1989).

2. Die Kotballen können unmittelbar nach ihrer Produktion durch Meso- und Makrozooplankter gefressen werden, wodurch sie in der Wassersäule verbleiben (**Coprophagie** - „grazing“ von Kotmaterial; NOJI, 1989; GONZÁLEZ UND SMETACEK, 1994).

3. Die Manipulation von Kotballen durch Mesozooplankter führt zu einer Fragmentierung (**Coprorhexie** - Fragmentierung von Kotballen; LAMPITT et al., 1990; NOJI et al., 1991). Im Gegensatz zur Coprophagie werden die „intakten“ Kotballen nicht gefressen, sondern in kleinere, nicht mehr identifizierbare Partikel zerbrochen und somit ihre physikalischen Sinkeigenschaften verändert (u.a. Verringerung der Sinkgeschwindigkeit).

Die geringe Kotballensedimentation von Copepoden in der 610 m-Falle während der hohen Produktivität im pelagischen System zwischen Frühjahr (Mai) und Sommer (Juli), kann auch durch die große Anzahl von jungen Copepoditstadien erklärt werden. Im Unterschied zu adulten Tieren können sie aufgrund ihrer Körpergröße nur kleinere Kotballen produzieren (MARSHAL UND ORR, 1972). In Relation zu den größeren Kotballen würden diese langsamer aus der Produktionsschicht sinken und den Zerstörungs- und Abbauprozessen länger ausgeliefert sein. Im Sommer dagegen zeigen die Ergebnisse der Vertikalwanderung (Abb. 12), daß die älteren CV-Copepoditstadien zur Überwinterung in größere Wassertiefen wandern und somit nicht mehr aktiv Phytoplankton fressen. Daraus kann u.a. die Produktion von „ghost pellets“ resultieren, d.h. Kotballen, die nur teilweise mit der aus der Oberfläche aufgenommenen Nahrung gefüllt sind (Noji, 1989) und ebenfalls zum Typus der langsam sinkenden Partikel gehören.

Ein Vergleich der flacheren Sinkstoffalle (610 m) mit den beiden darunter liegenden Fallen in 1840 und 1950 m Tiefe gibt Hinweise auf die Prozesse, die zu einem Ansteigen der Menge an sedimentiertem Kotmaterial am Barentssee-Kontinentalhang führten. Die Ursache für diese Zunahme des Partikelflusses steht in engem Zusammenhang mit der Bodenwasserbildung während des Winters über dem Barentssee-Schelf (MIDTTUN, 1985).

Das in einer konvektiven Vermischung entstehende dichte Bodenwasser kann entweder in Schelfdepressionen abgleiten, wobei nur ein abschließender Sill ein weiteres Abfließen in die Norwegensee zunächst verhindert (Kveitehola-Trog) oder direkt als kanalisierter Unterstrom durch ein weitverzweigtes Drainagesystem (Storfjord-, Bäreninsel-Trog) bis über die Schelfkante transportiert werden (HONJO, 1990; BLAUME, 1992).

Obwohl die Bodenwasserbildung verstärkt im Winter stattfindet, zeigen weitere Indizien, wie mehrere Schichten erhöhter Partikelkonzentration (Intermediäre Nepheloidschichten INL; BLAUME, 1992), Pigmentanalysen (PEEKEN, pers. Mitt.), Alkenonzusammensetzung

(THOMSEN, 1993a), Isoprenoid-Verbindungen (Maaßen, 1994) und lithogener Anteil im Fallenmaterial, daß neben vertikaler Sedimentation organischen Materials in den beiden bodennahen Fallen auch über laterale Advektion und Resuspension in den Sommermonaten Material vom Schelf hangabwärts in die tieferen Fallen eingetragen werden muß.

Folgendes Szenarium wird daher postuliert und in Abb. 27 zusammenfassend dargestellt:

Auf dem Barentssee-Schelf fand im Frühjahr mit zunehmender Lichteinstrahlung ein erhöhtes Phytoplanktonwachstum statt, welches sich im Mai/Juni zu einer Frühjahrsblüte entwickelte (vgl. WASSMANN et al., 1990). Der ausgeübte Freßdruck auf das Phytoplankton durch die Mesozooplanktongemeinschaft der Schelfregion (EILERTSEN et al., 1989; WASSMANN et al., 1990) führte zu einer erhöhten Produktion an Kotmaterial (GONZÁLEZ UND SMETACEK, 1994). Mit einer Sinkgeschwindigkeit für Copepodenkotballen von 33 m pro Tag (NOJI, 1989) bzw. von 63 bis 77 m pro Tag (HONJO UND ROMAN, 1978) würden diese innerhalb von sechs bzw. drei Tagen den Meeresboden auf dem Schelf erreichen. Damit sind die Kotballen den modifizierenden Prozessen, die ein Absinken be- und verhindern könnten wegen der geringen Verweildauer in der Wassersäule nur kurzzeitig ausgesetzt. Unter „normalen“ Bedingungen werden die Kotballen von benthischen Organismen aufgenommen. Ein Teil des frisch sedimentierten Materials wurde jedoch durch vorherrschende Bodenströme resuspendiert und über die Schelfkante den Hang abwärts transportiert. Es ist anzunehmen, daß diese Bodenströmungen stark genug sind, um größere Partikel zu resuspendieren und weiter zu transportieren.

BUTMAN UND MOODY (1983) berechneten für die Region um Kveitehola Bodenstromgeschwindigkeiten von $15\text{--}42\text{ cm s}^{-1}$. Diese Prozesse erlauben in kurzer Zeit frisch sedimentiertes Material vom Schelf hangabwärts zu transportieren, wo es sich an der Grenzschicht zwischen Nordatlantischem Wasser und norwegischem Tiefenwasser (200–800 m) einschichtet und als Intermediäre Nepheloidschicht (INL) in die offene See hinaus transportiert wird, um dort sukzessiv zum Meeresboden zu sinken.

Damit würde sich auch die sechs- bis zehnfach höhere Anzahl von Copepodenkotballen in den tieferen Sedimentfallen gegenüber der flacheren Falle erklären.

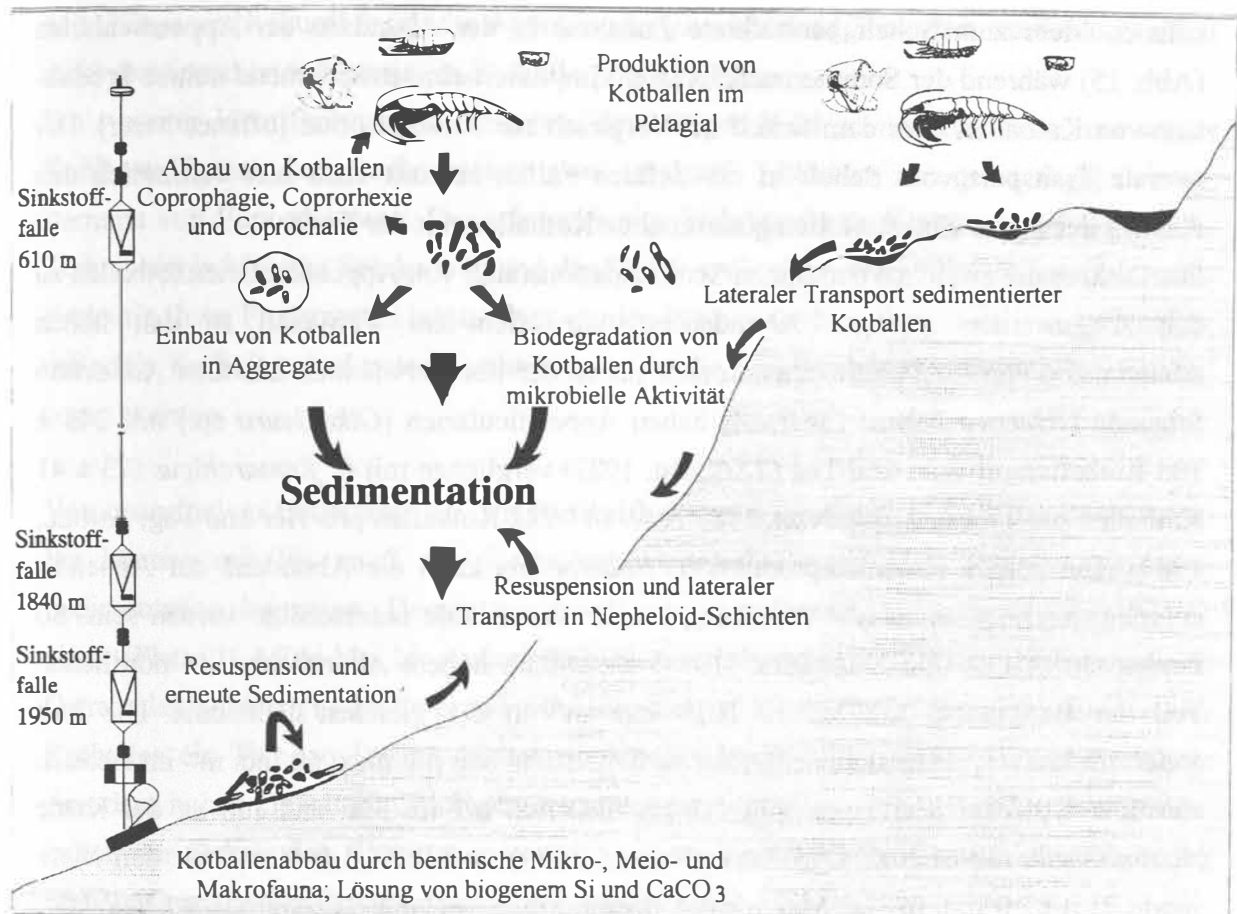


Abb. 27: Schematische Darstellung der Prozesse, die zur Sedimentation und zum lateralen Transport von Kotballen beitragen können.

Ein weiterer Hinweis auf einen schnellen Transport der Partikel in die tieferen Fallen liefern die noch intakten perithrophen Membranen der Kotballen. HONJO UND ROMAN (1978) zeigten, daß bei niedrigen Temperaturen ($5 - 8^\circ\text{C}$) die äußere Membran der Kotballen erst nach 20 Tagen durch Bakterien zerstört wird. Da die untersuchten Kotballen noch eine intakte perithrophe Membran aufwiesen, ist anzunehmen, daß sie innerhalb des oben genannten Zeitraumes durch lateralen Transport in die tieferen Sedimentfallen gelangten. Es ist jedoch auch nicht auszuschließen, daß ein Teil dieser Kotballen von den Tieren stammt, die sich in größeren Wassertiefen (500-1000 m) aufhielten.

Durch den Lateraltransport ist auch die erhöhte Anzahl von Appendicularienkotballen ($4 \cdot 10^3$ bis $6 \cdot 10^5$ Kotballen m^{-2}) in den tieferen Sinkstoffallen zu erklären. Die vom offenen Meer zum Schelf beobachtete Zunahme in der Abundanz der Appendicularien (Abb. 15) während der Sommerausfahrt (Juni) impliziert eine entsprechend höhere Produktion von Kotballen über dem Schelf im Vergleich zur Fallenposition (offenes Meer). Der laterale Transport vom Schelf in die tieferen Fallen bewirkt auch hier vermutlich den Anstieg der in den Sinkstoffallen gesammelten Kotballen mit der Tiefe.

Die Diskrepanz zwischen den hohen Sedimentationsraten von Appendicularienkotballen zu den festgestellten geringen Abundanzen, vor allem im Vergleich zu den hohen Abundanzen von *C. finmarchicus*, könnte neben der oben erwähnten lateralen Advektion folgende Ursachen haben: Einerseits haben Appendicularien (*Oikopleura* sp.) mit 245 ± 105 Kotballen pro Tier und Tag (TAGUCHI, 1982) verglichen mit *C. finmarchicus* (73 ± 41 Kotballen pro Tier und Tag; NOJI, 1989 bzw. 144-288 Kotballen pro Tier und Tag; ANGEL, 1984) eine höhere Kotballenproduktion. Andererseits kann die Abundanz der Appendicularien durch „patchiness“-Verteilung in der Wassersäule unterschätzt worden sein. So fanden GONZÁLEZ UND SMETACEK (1994) wesentlich höhere Abundanzen im nördlichen Teil der Barentssee, mit bis zu 1910 Ind. m^{-3} in der gleichen Jahreszeit. Die hier angetroffenen Appendicularienabundanzen liegen dennoch mit max. 60 Ind. m^{-3} im Bereich sonstiger typischer Werte von z.B. 1,1 bis 93,0 Ind. m^{-3} im Mai und Juli an der Küste Neufundlands (KNOEHEL UND STEEL-FLYNN, 1989) und 0,1-1,5 Ind. m^{-3} für den März sowie 21,0-63,0 Ind. m^{-3} im Mai vor der Nordostküste Englands (CUSHING UND VUCETIC, 1963).

Die Kotballen der Appendicularien sinken möglicherweise schneller und damit „effektiver“ als andere Kotballen aus der biologisch produktiven Schicht, da im Gegensatz zu Copepoden bei Appendicularien eine größere Zahl von Kotballen im Gehäuse der Tiere angesammelt werden. TAGUCHI (1982) zählte bis zu 65 Kotballen pro Appendiculariengehäuse. Diese Gehäuse können von den Tieren mehrmals pro Tag abgeworfen werden, wenn das äußere oder innere Filtersystem, das der Nahrungsaufnahme dient, durch Phytoplankton und anderes partikuläres Material verstopft ist (ALLDREDGE, 1976). Bei reichlichem Nahrungsangebot können pro Tag fünf bis zehn neue Gehäuse gebildet werden. Die Gehäuse kollabieren nachdem die Tiere sie verlassen haben und sinken mit den Kotballen schnell ab; die Zeit für mikrobielle Abbauprozesse im Pelagial wird dadurch verringert. Bei einer mittleren Sinkgeschwindigkeit von 189 m pro Tag (TAGUCHI, 1982) erreichen die Gehäuse innerhalb von ca. 10 Tagen die Tiefe der Sedimentfallen in 1840 m und 1950 m. Dieses bedeutet, daß die Kotballen in den Appendiculariengehäusen den destruktiven Prozessen wie Coprophagie und Coprorhexie nicht in dem Maße wie einzelne „freisinkende“ Kotballen ausgesetzt sind. Die abgeworfenen Gehäuse der Tiere, die sich vermutlich auf

dem Schelf befanden, werden durch die vorherrschende Bodenströmung hangabwärts transportiert. Während dieses Transports bestünde die Möglichkeit, daß Partikel biogener und lithogener Herkunft durch die Appendiculariengehäuse agglomeriert werden und somit mehr resuspendiertes Material in die Falle gelangen kann.

Ein weiterer identifizierter Kotballentyp, der entsprechend seiner Abundanz und seines Kohlenstoffgehalts zur Sedimentation von „intakten“ Kotballen nur geringfügig beitrug, stammte von Euphausiaceen. Der schnurförmige Habitus dieses Kotballentyps fördert das Zerbrechen in kleinere Stücke während des Sinkens, die dann unter Umständen nicht mehr eindeutig ihren Produzenten zugeordnet werden können. Daher ist es nicht auszuschließen, daß viele Kotballenstücke von Euphausiaceen in die Gruppe der „Bruchstücke“ miteinbezogen wurden.

Von quantitativer Bedeutung für den Partikelfluß sind auch die Kotballen der Ostracoden. Sie können mit bis zu 2 mg Kotballenkohlenstoff pro m² und Tag zur gesamten Sedimentation beitragen. Dementsprechend werden während der Hauptsedimentationsphase (Phase II, Mitte Mai bis Anfang Juli) ca. 6% des gesamten Kohlenstoffflusses durch Ostracodenkotballen in die tieferen Fallen eingetragen. Bis heute ist weder bekannt wieviel Kotballen ein Tier pro Tag produziert, noch wie schnell die Ostracodenkotballen sinken. Aus dem hohen Gehalt an Chlorophyll *a* und seiner primären Abbauprodukte in den Kotballen der Ostracoden (PEEKEN, pers. Mitt.) kann eher auf hohe Sinkgeschwindigkeiten und eine geringe Wiederverwertung im Pelagial geschlossen werden.

Die hier durchgeführte Studie am Barentssee-Kontinentalhang zeigt die unterschiedliche Bedeutung der Zooplanktonkotballen für den Kohlenstofffluß. In den verschiedenen Sedimentationsphasen liegt ihr Anteil am gesamten vertikalen partikulären organischen Kohlenstofffluß zwischen 10% und 40%. Während in der flacheren Falle (610 m) über 50% des Kotballenkohlenstoffs in Form von „fragmentierten“ Kotballen sedimentierten, gelangen in die tieferen Fallen (1840 m und 1950 m) hauptsächlich „intakte“ Kotballen.

Der Kotballenbeitrag in den drei Sedimentationsphasen am gesamten Kohlenstofffluß von 23% bis 36% in 210 m bzw. 35% in 100 m über dem Meeresboden führt zu der Erkenntnis, daß Resuspension und Lateraltransport in Bodennähe ein sich wiederholendes Phänomen am Barentssee-Kontinentalhang ist.

Die Nahrungsgrundlage für Copepoden, Appendicularien, Euphausiaceen und Ostracoden unterscheiden sich nur unwesentlich, wie die Untersuchungen zum Inhalt der Kotballen zeigen, da überall neben Diatomeenschalen eine große Menge an Coccolithen der Arten *Coccolithus pelagicus* und *Emiliania huxleyi* vorgefunden wurde. Ähnliche Zusammen-

setzungen werden auch von HONJO (1976), HONJO UND ROMAN (1978) und BATHMANN et al. (1987) für Copepodenkotballen aus Sedimentfallen in der Norwegensee berichtet. In allen untersuchten Kotballen gibt es keine Hinweise auf Korrosionserscheinungen an der Kalkstruktur der Coccolithen, die auf eine Ansäuerung während der Verdauung schließen lassen. *C. pelagicus* und *E. huxleyi* gehören zur Gruppe der *Coccolithaceae*, deren Coccolithen aus einem doppelwandigen Placolithen bestehen, was sie gegenüber anderen Coccolithen robuster und resistenter gegen Korrosion macht (SAMTLEBEN UND SCHRÖDER, 1992).

Da die einzelnen Coccolithen aufgrund ihrer geringen Größe kaum sedimentieren können, wird dem Transport durch Kotballen eine besondere Bedeutung für den CaCO_3 -Fluß in die Tiefe zugeordnet.

In der vorliegenden Studie kann über die Menge an CaCO_3 , die durch Kotballen in die Sinkstoffallen eingetragen wurde, nur eine Schätzung gemacht werden, da weder eine Zählung der Coccolithen im Kotballenmaterial noch eine Messung des CaCO_3 -Gehalts erfolgte. HONJO (1976) gibt für Kotballen aus Sinkstoffallen einen Calciumcarbonatgehalt von $0,8 \mu\text{g}$ pro Kotballen an. Auf dieser Grundlage würden „intakte“ Kotballen im Untersuchungsgebiet zwischen 1% und maximal 18,4% des gesamten sedimentierten Calciumcarbonats in die Sinkstoffallen einbringen (Tab. 10).

Tab. 10: Prozentualer Anteil von Calciumcarbonat, das während der Sedimentationsphasen I, II und III durch Kotballen in die Fallen (610 m, 1840 m und 1950 m Wassertiefe) eingetragen wurde. Die Zahlen in Klammern geben die Gesamtsedimentation an Calciumcarbonat (mg m^{-2}) wieder.

Tiefe (m)	Phase I 17. März - 19. Mai 1991		Phase II 19. Mai - 7. Juli. 1991		Phase III 7. Juli - 24. Juli.1991	
610	1,00%	(814,45)	2,10%	(3113,60)	2,20%	(1655,73)
1840	4,90%	(624,82)	18,40%	(3642,17)	14,60%	(1531,27)
1950	1,90%	(3773,42)	11,70%	(3506,09)	14,10%	(1639,90)

Dies unterstreicht die bedeutende Rolle der Kotballen für den CaCO_3 -Fluß. Weitere Quellen für den CaCO_3 -Fluß können Pteropodengehäuse und Foraminiferen sein, die ebenfalls in die Fallen eingetragen wurden. Im Gegensatz zu den Beobachtungen von BATHMANN et al. (1990) am Vøring Plateau wurden am Barentssee-Kontinentalhang nur selten Pteropodenschalen und Foraminiferen in den Fallenproben beobachtet, wobei der

Anteil der Pteropodenschalen bei maximal 3% am gesamten sedimentierten CaCO_3 lag. SAMTLEBEN UND BICKERT (1990) zeigen mit Sinkstofffallenuntersuchungen nordwestlich der Barentssee in 1700 m Wassertiefe, daß zwischen 3,3% und 16,0% des CaCO_3 -Flusses durch direkte Sedimentation von Coccosphären (*Coccolithus pelagicus*) erbracht werden. Somit würden durch Coccosphären vergleichbare Mengen an Calciumcarbonat wie durch Kotballen direkt in die Fallen gelangen. Die große Anzahl von kollabierten Appendiculariengehäusen kann ein weiteres Transportmittel von Coccolithen und Coccosphären in die Fallen darstellen, deren Zahl nicht weiter quantifizierbar ist.

Der unterschiedliche Gehalt an berechnetem CaCO_3 der Kotballen in den beiden bodennahen Fallen, sowie die Pigment- (PEEKEN, pers. Mitt.), n-Alkane- (THOMSEN, 1993a) und Isoprenoid-Analysenergebnisse (MAABEN, 1994) können ein Hinweis sein, daß es sich um Material handelt, welches den gleichen Ursprung hatte (Barentssee-Schelf), aber durch unterschiedliche Prozesse in die Fallen eingetragen wurde. Es besteht hier die Hypothese, daß das Material vom Schelf über einen hangabwärts gerichteten Transport in eine Intermediäre Nepheloidschicht (INL) (BLAUME, 1992) eingetragen wurde und aus dieser in die 1840 m-Falle gelangte. Dementsprechend setzt sich das Material in der 1950 m-Falle aus einem Mischprodukt von Partikeln zusammen, die sowohl aus der INL stammen als auch durch die bodennahe Nepheloidschicht (BNL) eingetragen wurde.

Zusammenfassend unterstreichen die hier durchgeführten Untersuchungen die Bedeutung des Barentssee-Schelfgebietes für den Transport von biogenem Material in die Tiefsee.

6. Abschließende Betrachtung und Ausblick

Die vorliegende Arbeit zeigt, daß innerhalb eines Jahres vom Winter über das Frühjahr bis in den Sommer die dominante Art *C. finmarchicus* in der Lage ist, auf die ausgeprägte Saisonalität der Primärproduktion zu reagieren. Die kurze Zeitspanne, in der Phytoplanktonnahrung verfügbar ist, führt bei *C. finmarchicus* zu deutlichen Anpassungen im Aufbau des Körpergewichts, des Kohlenstoff- und Lipidgehalts sowie im Wachstums- und Reproduktionszyklus.

Das Wachstum der Phytoplanktongemeinschaft bis hin zur Entwicklung einer Frühljahrsblüte ist von der Anzahl der überwinterten Copepoden in der Oberflächenschicht und dem zeitlichen Aufstieg der Copepoden aus den tieferen Wasserschichten deutlich beeinflusst. Findet mit dem Beginn des Phytoplanktonwachstums im Frühjahr eine starke heterotrophe Aktivität statt, so kommt es durch „grazing“ zu einer Verlangsamung des Wachstums der Phytoplanktongemeinschaft. Dies führt am Barentssee-Kontinentalhang und am Vøring Plateau (BATHMANN et al., 1987) zu einem „top down“ kontrollierten System.

Es zeigt sich weiterhin, daß eine deutliche Kopplung zwischen der Nahrungskonzentration und dem Metabolismus von Copepoden besteht. Es bleibt jedoch noch zu klären, in welcher Zeitskala die Anpassung ihres Metabolismus auf das verwendete Substrat stattfindet. Weiterhin stellt sich die Frage nach der quantitativen Bedeutung des bei ihrem Metabolismus produzierten Ammoniums für die regenerierte Produktion hat.

Die Kotballen der Copepoden, ein weiteres Stoffwechselprodukt sind für den Partikelfluß und somit auch für den Kohlenstofffluß von geringerer Bedeutung. Gegenüber anderen Kotballentypen werden die Copepodenkotballen durch destruktive Prozesse wie Coprophagie und Coprorhexie entscheidend am Sinken gehindert. Die Zerstörung der Kotballen führt zur Remineralisation und damit zum Erhalt essentieller Stoffe im pelagischen System.

Am Barentssee-Kontinentalhang sind dagegen die Appendicularienkotballen für den vertikalen partikulären organischen Kohlenstofffluß von großer Bedeutung. Die diversen Kotballentypen werden durch den lateralen Abwärtstransport von der Schelfregion in größere Wassertiefen verfrachtet.

Die schnelle Remobilisierung durch Transport von deponiertem lithogenem und biogenem Material von der Schelfregion in größere Wassertiefen ist nicht zuletzt für den Nahrungsbedarf von Benthosorganismen von großer Relevanz (THOMSEN, 1993b). Ferner muß diese

laterale Verfrachtung bei der Interpretation von sedimentologischen, mikropaläontologischen und geochemischen Parametern berücksichtigt werden.

In dieser Arbeit ist gezeigt worden, in welchem Ausmaß Interaktionen zwischen Phytoplankton und Zooplankton stattfinden und welche Mechanismen den Partikelfluß steuern bzw. beeinflussen. Eine konzeptionelle Weiterentwicklung soll sowohl die qualitative als auch die quantitative Bedeutung der Zooplankter innerhalb der Kohlenstoff- und Stickstoffflüsse erfassen. Die Ergebnisse von Feldstudien sind nicht zuletzt für die Parametrisierung natürlicher mariner Ökosysteme in mathematischen Modellen zur Berechnung, Simulation und Vorhersage der verschiedenen globalen Flüsse von hervorgehobener Bedeutung.

Literaturverzeichnis:

- AAGAARD, K., FOLDVIK, A. UND HILLMAN, S.R. (1987): The West Spitsbergen Current: Disposition and water mass transformation.- *Journal of Geophysical Research*, **92**: 3778-3784.
- ALLDREDGE, A.L. (1976): Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats and particulate organic matter in planktonic environments.- *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 14-23.
- ALLDREDGE, A.L. (1981): The impact of appendicularian grazing on natural food concentrations *in situ*.- *Limnol. Oceanogr.*, **26**: 247-257.
- ANGEL, M.V. (1984): Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems.- In: FASHAM, M.J.R. (ed.): *Flows of energy and materials in marine ecosystems*.- NATO Conference Series IV. Mar. Sci. **13**: 475-516; New York, London (Plenum Press).
- ANTIA, A.N. (1991): Microzooplankton in the pelagic food web of the East Greenland Sea and its role in sedimentation processes.- *Berichte Sonderforschungsbereich 313, Uni. Kiel* **33**: 1-101.
- BAKER, E.T., MILBURN, H.B. UND TENNANT, D.A. (1988): Field assessment of sediment trap efficiency under varying flow conditions.- *Journal of Marine Research*, **46**: 573-592.
- BÄMSTEDT, U. (1981): after Koroleff, 1972 in *New Baltic Manual*.
- BÄMSTEDT, U. (1985): Spring-bloom dynamics in Kosterfjorden, western Sweden: variation in phytoplankton production and macrozooplankton characteristics.- *Sarsia* **70**: 69-82.
- BÄMSTEDT, U. UND TANDE, K.S. (1985): Respiration and excretion rates of *Calanus glacialis* in arctic waters of the Barents Sea.- *Marine Biology*, **87**: 259-266.
- BÄMSTEDT, U. UND TANDE, K.S. (1988): Physiological responses of *Calanus finmarchicus* and *Metridia longa* (Copepoda: Calanoida) during the winter-spring transition.- *Marine Biology*, **99**: 31-38.
- BANSE, K. (1994): Grazing and zooplankton production as key controls of phytoplankton production in the open ocean.- *Oceanography*, **7** (1): 13-20.
- BARTHEL, K.G. (1986): Die Stellung dominanter Copepoden-Arten im Nahrungsgefüge typischer Wasserkörper der Grönland-See.- *Berichte aus dem Institut für Meereskunde, Univ. Kiel*, **58**: 1-158.
- BATHMANN, U.V., NOJI, T.T., VOSS, M. UND PEINERT, R. (1987): Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **38**: 45-51.
- BATHMANN, U.V., NOJI, T.T. UND VON BODUNGEN, B. (1990): Copepod grazing potential in late winter in the Norwegian Sea - a factor in the control of spring phytoplankton growth?- *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **60**: 225-233.

- BAUERFEIND, E., VON BODUNGEN, B., ARNDT, K. UND KOEVE, W. (1994): Particle flux and composition of sedimenting matter in the Greenland Sea.- *Journal of Marine Systems*, **5**: 441-423.
- BIDIGARE, R.R. (1983): Nitrogene excretion by marine Zooplankton.- In: CARPENTER, E. J. UND CAPONE, D.G. (eds): Nitrogene in the Marine Enviroment: 385-409; New York, London, Paris, San Diego, San Francisco (Academic Press).
- BLAUME, F. (1992): Hochakkumulationsgebiete am norwegischen Kontinentalhang: Sedimentologische Abbilder Topographie-geführter Strömungsmuster.- *Berichte Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel*, **36**: 1-137.
- BLOESCH, J. (1988): Sediment trap design and vertical flux studies.- In: WASSMANN, P. UND HEISKANEN, A.-S. (eds): Sediment trap studies in the nordic countries.- *Tvärmenne, Zoological Station Hanko*: 6-21.
- V. BODUNGEN, B., V. BRÖKEL, K., SMETACEK, V., ZEITZSCHEL, B. (1981): Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea).- *Kieler Meeresforsch., Sdh.* **5**: 49-60.
- V. BODUNGEN, B. (1986): Phytoplankton growth and krill grazing during spring in the Bransfield Strait, Antarctica - implications from sediment trap collections.- *Polar. Biol.*, **6**: 153-160.
- V. BODUNGEN, B., FISCHER, G., NÖTHIG, E.M., UND WEFER, G. (1987): Sedimentation of krill faeces during spring development of phytoplankton in Bransfield Strait, Antarctica.- *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP-Sonderband*, **62**: 243-257
- V. BODUNGEN, B. (1989): Pelagische Primärproduktion und vertikaler Partikelfluß im Ozean. Methodische und konzeptuelle Aspekte.- *Habilitationsschrift, Uni. Kiel*: 1-156.
- V. BODUNGEN, B., BATHMANN, U., VOSS, M. UND WUNSCH, M. (1991a): Vertical particle flux in the Norwegian Sea - Resuspension and interannual variability.- In: WASSMANN, P., HEISKANEN, A.S., LINDAHL, O. (eds.): *Sediment Trap Studies in the Nordic Countries*, **2**: 116-136; Nurmijärvi (Nurmi Print Oy).
- V. BODUNGEN, B., WUNSCH, M. UND FÜRDERER, H. (1991b): Sampling and analysis of suspended and sinking particles in the northern North Atlantic.- In: HURD, D.C. UND SPENCER, D.W. (eds.): *Marine Particles: analysis and characterization.- Amer. Geophys. Union. Geophys. Monogr.*, **63**: 47-56.
- V. BODUNGEN, B., ANTIA, A., BAUERFEIND, E., HAUPT, O., KOEVE, W., PEEKEN, I., PEINERT, R., REITMEIER, S., THOMSEN, C., VOSS, M., WUNSCH, M., ZELLER, U. UND ZEITZSCHEL, B. (1995): Pelagic processes and vertical flux of particles: An overview over a long-term comparative study in the Norwegian Sea and Greenland Sea.- *Geol. Rundschau*, **84**: 11-27.
- BRADY, G.S. (1883): Report on the Copepoda obtained by H.M.S. Challenger during the years 1873-76.- *Rep. Sci. Results „Challenger“*, **8**: 1-142.
- BRULAND, K.W. UND SILVER, M.W. (1981): Sinking Rates of Fecal Pellets from Gelatinous Zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids).- *Marine Biology*, **63**: 295-300.

- BUESSELER, K.O. (1991): Do upper-ocean sediment traps provide an accurate record of particle flux?- *Nature*, **353**: 420-423.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D.S., UND MARSHALL, S.M. (1969): On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49**: 977-1001.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D.S. UND MARSHALL, S.M. (1970): On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey on nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea area.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50**: 525-560.
- BUTMAN, B. UND MOODY, J.A. (1983): Observations of bottom currents and sediment movement along the U.S. east coast continental shelf during winter.- *U.S. Geol. Surv. Land Manage. Bur., Spec. Publ.*, **83-84**: 1-60.
- BUTMAN, C.A., GRANT, W.D. UND STOLZENBACH, K.D. (1986): Predictions of sediment trap bases in turbulent flows: A theoretical analysis based on observations from literature.- *Journal of Marine Research*, **44**: 601-644.
- CLAUS, C. (1863): Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres.- 230 S., Leipzig.
- CONOVER, R.J. UND CORNER, E.D.S. (1968): Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48**: 49-75.
- CONOVER, R.J., BEDO, A.W. UND SPRY, J.A. (1988): Arctic zooplankton prefer living ice algae: a caution for zooplankton excretion measurements.- *Journal of Plankton Research*, **10**: 267-282.
- CORKETT, C.J., MCLAREN, I.A. UND SEVIGNY, J.M. (1986): The rearing of the marine copepods *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *C. glacialis* (Jaschnow) and *C. hyperboreus* (Krøyer) with comment on the equiproportional rule (Copepoda).- *Syllogeus*, **58**: 539-546.
- CORNER, E.D.S., HEAD, R.N., KILVINGTON, C.C. UND MARSHALL, S.M. (1974): On the nutrition and metabolism of zooplankton. IX. Studies relating to the nutrition of overwintering *Calanus*.- *Journal of Marine Biology*, **54**: 319-331.
- CORNER, E.D.S., HEAD, R.N., KILVINGTON, C.C. UND PENNYCUICK, L. (1976): On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore.- *Journal of Marine Research*, **56**: 345-348.
- CORNER, E.D.S. UND O'HARA, S.C.M. (1986): *The Biological Chemistry of Marine Copepods*.- 349 pp Oxford (Clarendon Press).
- CUSHING, D.H. UND VUCETIC, T. (1963): Studies on a *Calanus* patch. III. The quantity of food eaten by *Calanus finmarchicus*.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43**: 349-371.
- DAGG, M.J. UND GRILL, D.W. (1980): Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New York Bight.- *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 597-609.

- DEIBEL, D. UND POWELL, C.V.L. (1987): Comparison of the ultrastructure of the food concentrating filter of two appendicularians.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **39**: 81-85.
- DIEL, S. (1991): Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in der Framstraße.- Berichte zur Polarforschung, **88**: 1-113.
- DILLING, L. UND ALLDREDGE, A.L. (1993): Can chaetognath fecal pellets contribute significantly to carbon flux?- Mar. Ecol. Prog. Ser., **92**: 51-58.
- EILERTSEN, H.C., TANDE, K.S. UND TAASEN, J.P. (1989): Vertical distribution of primary production and grazing by *Calanus glacialis* Jaschnov and *C. hyperboreus* Krøyer in Arctic waters (Barents Sea).- Polar Biology, **9**: 253-260.
- EPPLEY, R.W., RENGEL, E.H., VENRICKE, E.L. UND MULLIN, N.N. (1973): A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean.- Limnol. Oceanogr., **18**: 534-551.
- EPPLEY, R.W. UND PETERSON, B.J. (1979): Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean.- Nature, **282**: 677-680.
- FLOOD, P.R. (1991): Architecture of, and water circulation and flow rate in, the house of the planktonic tunicate *Oikopleura labradoriensis*.- Marine Biology, **111**: 95-111.
- FOLCH, J., LEES, M. AND SLOANE-STANLEY, G.H. (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues.- J. Biol. Chem., **226**: 497-509.
- FOWLER, S.W. UND KNAUER, G.A. (1986): Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column.- Prog. Oceanogr., **16**: 147-194.
- GAMBLE, J.C. (1978): Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea.- Marine Biology, **49**: 303-315.
- GARDNER, W.D., HINGA, K.R. UND MARRA, J. (1983): Observations on the degradation of biogenic material in the deep ocean with implications on accuracy of sediment trap fluxes.- Journal of Marine Research, **41**: 195-214.
- GAUDY, R. (1974): Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions.- Marine Biology, **25**: 125-141.
- GERLACH, S.A. UND GRAF, G. (1990): Europäisches Nordmeer, Reise Nr. 13, 6. Juli - 24. August 1990. - METEOR-Berichte, Universität Hamburg, **91-2**: 1-217.
- GIESBRECHT, W. (1892): Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte.- Fauna u. Flora Neapel, **19**: 1-831.
- GONZÁLEZ, H.E. (1992): The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux.- Polar Biology, **12**: 81-91.

- GONZÁLEZ, H.E., GONZÁLEZ, S.R. UND BRUMMER, G.J.A. (1994): Short-term sedimentation pattern of zooplankton, faeces and microplankton at a permanent station in the Bjørnafjorden (Norway) during April-May 1992.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **105**: 31-45.
- GONZÁLEZ, H.E. UND SMETACEK, V. (1994): The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **113**: 233-246.
- GRASSHOFF, K. (1976): Methods on Seawater Analysis.- 317 S.; Weinheim (Verlag Chemie).
- GRICE, G.C. (1962): Copepods collected by the nuclear submarine SEADRAGON on a cruise to and from the North Pole, with remarks on their geographic distribution.- Journal of Marine Research, **20**: 97-109.
- GUST, G., BYRNE, R.H., BETZER, R.E. UND BOWLES, W. (1992): Particle fluxes and moving fluids: experience from synchronous trap collections in the Sargasso Sea.- Deep-Sea Research, **39**: 1071-1083.
- HAGEN, W. (1988): Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton.- Berichte zur Polarforschung, Univ. Kiel, **49**: 1-129.
- HARRIS, R.P. (1994): Zooplankton grazing on the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and its role in inorganic carbon flux.- Marine Biology, **119**: 431-439.
- HARRISON, W.G. (1978): Experimental measurements of nitrogen remineralization in coastal waters.- Limnol. Oceanogr., **23**: 684-694.
- HARRISON, W.G., DOUGLAS, D., FALKOWSKI, P., ROWE, G. UND VIDAL, J. (1983): Summer nutrient dynamics of the Middle Atlantic Bight: nitrogen uptake and regeneration.- Journal of Plankton Research, **5**: 539-556.
- HASSEL, A. (1986): Seasonal changes in zooplankton composition in the Barents Sea, with special attention to *Calanus* spp. (Copepoda).- Journal of Plankton Research, **8**: 329-339.
- HAURY, L.R., MCGOWAN, J.A. UND WIEBE, P.H. (1978): Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution.- In: STEELE, J.H. (ed.): Spatial Pattern in Plankton Communities.- 277-327 (Plenum press).
- HEAD, E.J.H. UND HARRIS, L.R. (1985): Physiological and Biochemical Changes in *Calanus hyperboreus* from Jones Sound NWT during the Transition from Summer Feeding to Overwintering Condition.- Polar Biology, **4**: 99-106.
- HENSEN, V. (1887): Über die Bestimmung des Planktons.- 5. Ber. Komm. Wiss. dtsch. Meere: 1-108.
- HIRCHE, H.J. (1979): Untersuchungen über die Verdauungsenzyme von Zooplankton mit besonderer Berücksichtigung von *Calanus* sp.- Diss. Universität Kiel: 1-151.
- HIRCHE, H.J. (1983): Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **11**: 281-290.

- HIRCHE, H.J. (1987): Temperature and plankton, II. Effect on respiration and swimming activity in copepods from the Greenland Sea.- *Marine Biology*, **94**: 347-356.
- HIRCHE, H.J. UND KATTNER, G. (1993): Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring: indication of a food-dependent and food-independent reproductive mode.- *Marine Biology*, **117**: 615-622.
- HONJO, S. (1976): Coccoliths: Production, transportation and sedimentation.- *Marine Micro-paleontology*, **1**: 65-79.
- HONJO, S. (1978): Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at a 5.367 m deep station.- *Journal of Marine Research*, **36**: 469-492.
- HONJO, S. UND ROMAN, M.R. (1978): Marine copepod fecal pellets: Production preservation and sedimentation.- *Journal of Marine Research*, **36**: 45-57.
- HONJO, S. (1990): Particle fluxes and modern sedimentation in the polar oceans.- IN: SMITH JR., W.O. (ed.): *Polar Oceanography, Part B: Chemistry, biology and geology*: 687-739; San Diego Calif. (Academic Press).
- HOPKINS, C.C.E., TANDE, K.S. GRØNVIK, S. UND SARGENT, J.R. (1984): Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: an analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in *Metridia longa* (Lubbock), *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Thysanoessa inermis* (Krøyer) and *T. raschi* (M. Sars).- *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **82**: 77-99.
- IKEDA, T. (1970): Relationship between respiratory rate and body size in marine planktonic animals as a function of the temperature of habitat.- *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **21**: 91-112.
- IKEDA, T. (1977): The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions.- *Marine Biology*, **41**: 241-252.
- IKEDA, T. UND SKJOLDAL, H.R. (1989): Metabolism and elemental composition of zooplankton from the Barents Sea during early Arctic summer.- *Marine Biology*, **100**: 173-183.
- JASHNOV, W.A. (1970): Distribution of *Calanus* species in the seas of the northern hemisphere.- *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.*, **55**: 197-212.
- JEFFREY, S.W., HUMPHREY, G.F. (1975): New spectrometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁, c₂ in higher plants and phytoplankton.- *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, **167**: 191-194.
- JÖRGENSEN, C.B. (1962): The food of filter feeding organisms.- *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **153**: 99-107.
- JOHANNESSEN, O.M (1986): Brief overview of the physical oceanography.- In: HURDLE, B.G. (ed.): *The Nordic Seas*: 102-127 (Springer).

- KATTNER, G., KRAUSE, M. UND TRAHMS, J. (1981): Lipid composition of some North Sea copepods.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **4**: 69-74.
- KATTNER, G., GERCKEN, G. UND EBERLEIN, K. (1983): Development of Lipids during a spring plankton bloom in the North Sea. I. Particulate fatty acids.- Marine Chemistry, **14**: 149-162; Amsterdam (Elsevier Science Publishers B.V.).
- KATTNER, G. UND KRAUSE, M. (1987): Changes in lipids during the development of *Calanus finmarchicus* s.l. from copepodid I to adult.- Marine Biology, **96**: 511-518.
- KATTNER, G., GRAEVE, M. UND HAGEN, W. (1994): Ontogenetic and seasonal changes in lipid and fatty acid/alcohol compositions of the dominant Antarctic copepods *Calanus propinquus*, *Calanoides acutus* and *Rhincalanus gigas*.- Marine Biology, **118**: 637-644.
- KNOECHEL, R. UND STEEL-FLYNN, D. (1989): Clearance rates of *Oikopleura* in cold coastal Newfoundland waters: a predictive model and its trophodynamic implications.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **53**: 257-266.
- KOSOBOKOVA, K.N. (1978): Diurnal vertical distribution of *Calanus hyperboreus* (Krøyer) and *Calanus glacialis* (Jaschnov) in the central Polar Basin.- Oceanology, **18**: 476-480.
- LAMPITT, R.S. (1985): Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension.- Deep-Sea Research, **32**: 885-897.
- LAMPITT, R.S., NOJI, T.T. UND VON BODUNGEN, B. (1990): What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux.- Marine Biology, **104**: 15-23.
- LANE, P.V.Z., SMITH, S.L., URBAN, J.L. UND BISCAYE, P.E. (1994): Carbon flux and recycling associated with zooplanktonic fecal pellets on the shelf of the Middle Atlantic Bight.- In: MILLIMAN, J.D., BISCAYE, P.E., CSANADY, G.T., FALKOWSKI, P.G. UND WALSH, J.J. (eds.): Tropical Studies in oceanography. Shelf edge exchange processes in the southern Middle Atlantic Bight: SEEP-II.- Deep-Sea Research II, **41**: 437-457.
- LEE, R.F., NEVENZEL, J.C. UND PAFFENHÖFER, G.-A. (1971): Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods.- Marine Biology, **9**: 99-108.
- LOHMANN, H., (1964): Nordisches Plankton, Zoologischer Teil II.: 11-24; Kiel, Leipzig (Lipsius & Tischer).
- LONGHURST, A.R. (1985): Relationship between diversity and the vertical structure of upper ocean.- Deep-Sea Research, **36**: 1535-1570.
- LONGHURST, A.R. AND WILLIAMS, R. (1992): Carbon flux by seasonal vertical migrant copepods is a small number.- Journal of Plankton Research, **14**: 1495-1509.
- MAABEN, J. (1994): Stoffflüsse organischer Markerverbindungen am westlichen Barents See Kontinentalhang: Korrelation mit Transportprozessen.- Berichte Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, **45**: 1-129.
- MACKAS, D. UND BOHRER, R. (1976): Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns.- J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **25**: 77-85.

- MARSHALL, S.M., NICHOLLS, A.G. UND ORR, A.P. (1935): On the biology of *Calanus finmarchicus*, VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions.- J. mar. biol. Ass. U.K., **20**: 1-28.
- MARSHALL, S.M. UND ORR, A.P. (1952): On the biology of *Calanus finmarchicus*, VII. Factors affecting egg production.- J. mar. biol. Ass. U.K., **15**: 527-547.
- MARSHALL, S.M. UND ORR, A.P. (1955): On the biology of *Calanus finmarchicus*, VIII, Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V Calanus.- J. mar. biol. Ass. U.K., **34**: 495-529.
- MARSHALL, S.M. UND ORR, A.P. (1972): The biology of a marine copepod: 195 pp; Heidelberg, New York (Springer).
- MATTHEWS, J.B.L. (1969): Continuous plankton records: the geographical and seasonal distribution of *Calanus finmarchicus* s.l. in the North Atlantic.- Bull. Mar. Ecol., **6**: 251-273.
- MATTHEWS, J.B.L. UND HEIMDAL, B.R. (1980): Pelagic productivity and food chains in fjord systems.- In: FREELAND, H.J., FARMER, D.M., LEVINGS, C.D. (eds.): Fjord oceanography.- NATO Conference Series, **4**: 377-398.
- MAYZAUD, P. (1976): Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species.- Marine Biology, **37**: 47-58.
- MAYZAUD, P. UND CONOVER, R.J. (1988): O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **45**: 289-302.
- MCCARTHY, J.J. (1972): The uptake of urea by natural populations of marine phytoplankton.- Limnol. Oceanogr., **17**: 738-748.
- MICHAELS, A.F., SILVER, M.W., GOWING, M.M. UND KNAUER G.A. (1990): Cryptic zooplankton „swimmers“ in upper ocean sediment trap.- Deep-Sea Research, **37**: 1285-1296.
- MIDTTUN, L. (1985): Formation of dense bottom water in the Barents Sea.- Deep-Sea Research, **32**: 1233-1241.
- MORALES, A.R. (1993): Vertikale und regionale Verteilung des Mesozooplanktons im Nordostatlantik unter der besonderen Berücksichtigung von Copepoden.- Berichte aus dem Institut für Meereskunde, Univ. Kiel, **239**: 1-191.
- NOJI, T.T. (1989): The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea.- Berichte Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, **17**: 1-183.
- NOJI, T.T. (1991): The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux.- Sarsia, **76**: 1-9.
- NOJI, T.T., ESTEP, K.W., MACINTYRE, F. UND NORRBIN, F. (1991): Image analysis of faecal material grazed upon by three species of copepods: Evidence for coprophagy, coprophagy and coprophagy.- J. mar. biol. Ass. U.K., **71**: 465-480.

- PAFFENHÖFER, G.-A. UND STRICKLAND, J.D.H. (1970): A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus.- *Marine Biology*, **3**: 4-10.
- PAFFENHÖFER, G.-A. UND KNOWLES, S.C. (1979): Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods.- *Journal of Marine Research*, **37**: 35-49.
- PAFFENHÖFER, G.-A. UND LEWIS, K.D. (1990): Perceptive performance and feeding behavior of calanoid copepods.- *Journal of Plankton Research*, **12**: 933-946.
- PEINERT, R., BATHMANN, U., VON BODUNGEN, B. UND NOJI, T.T. (1987): The impact of grazing on spring phytoplankton growth and sedimentation in the Norwegian Current.- *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg, Sonderband 62*: 149-164.
- PENRY, D. UND FROST, B.W. (1991): Chlorophyll a degradation by *Calanus pacificus*: dependence on ingestion rate and digestive acclimation to food resources.- *Limnol. Oceanogr.*, **36**: 147-159.
- RAYMONT, J.E.G. (1983): Plankton and productivity in the oceans.- Vol. II, Zooplankton, 2nd. edn.: 824 pp.; Oxford (Pergamon Press).
- REDFIELD, A.C., KETCHUM, B.H. UND RICHARDS, F.A. (1963): The influence of organisms on the composition of sea-water.- In: HILL, M.N. (ed.): *The Sea. II. Composition of Sea-Water Comparative and Descriptive Oceanography*: 26-77; New York, London (John Wiley & Sons).
- REITMEIER, S. (1994): Untersuchungen zur Verbreitung, zur Biomasse und zum Grazing des Mikrozooplanktons in polaren Gewässern.- *Berichte Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel*, **48**: 1-114.
- RICHTER, C. (1994): Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea.- *Berichte zur Polarforschung*, **154**: 1-87.
- ROGERS, C.G. (1927): *Textbook of comparative physiology*: 635 pp; New York (McGraw-Hill).
- SAMTLEBEN, C. UND BICKERT, T. (1990): Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea.- *Marine Micropaleontology*, **16**: 39-64.
- SAMTLEBEN, C. UND SCHRÖDER, A. (1992): Living coccolithophore communities in the Norwegian-Greenland Sea and their record in sediments.- *Marine Micropaleontology*, **19**: 333-354.
- SARGENT, J.R. UND HENDERSON, R.J. (1986): Lipids.- In: CORNER, E.D.S. UND O'HARA, S.C.M. (eds.): *The biological chemistry of marine copepods*: 59-108; New York (Oxford University press).
- SARGENT, J.R., LEE, R.F., UND NEVENZEL, J.C. (1976): Marine waxes.- In: KOLATTUKUDY, P.E. (ed.): *Chemistry and Biochemistry of Natural Waxes*: 50-91; Amsterdam (Elsevier Science Publishers B.V.).

- SCHNACK-SCHIEL, S.B., HAGEN, W. UND MIZDALSKI, E. (1991): Seasonal comparison of *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus* (Copepoda: Calanoida) in the southeastern Weddell Sea, Antarctica.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **70**: 17-27.
- SILVER, M.W. UND GOWING, M.M. (1991): The „Particle“ Flux: Origins and biological components.- Prog. Oceanogr., **26**: 75-113.
- SMALL, L.F., FOWLER, S.W. UND UNLU, M.Y. (1979): Sink rates of natural copepod fecal pellets.- Marine Biology, **51**: 233-241.
- SMALL, L.F., FOWLER, S.W., MOORE, S.A. UND LA ROSA, J. (1983): Dissolved and fecal pellet carbon and nitrogen release by zooplankton in tropical waters.- Deep-Sea Research, **30**: 1199-1220.
- SMETACEK, V. (1984): The supply of food to the benthos.- In: FASHAM, M.J.R. (ed.): Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and Practise: 517-548; New York, London (Plenum Press).
- SMITH, S.L. (1990): Egg production and feeding by copepods prior to the spring bloom of phytoplankton in Fram Strait - Greenland Sea.- Marine Biology, **106**: 59-69.
- SMITH, S.L. UND SCHNACK-SCHIEL, S.B. (1990): Polar Zooplankton.- In: SMITH JR., W.O. (ed.): Polar Oceanography, Part B: Chemistry, biology and geology: 527-598; San Diego Calif. (Academic Press).
- SØMME, J.D. (1934): Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea: I. Production of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) and *Calanus hyperboreus* (Krøyer) in the Lofoten area.- Rep. Norw. Fish. Invest., **4**: 1-163.
- TAGUCHI, S. (1982): Seasonal study of fecal pellets and discarded houses of appendicularia in a subtropical inlet, Kaneoha Bay, Hawaii.- Estuarine, Coastal and Shelf Science, **14**: 545-555.
- TANDE, K. UND HOPKINS, C.C.E. (1981): Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: The genital system in *Calanus finmarchicus* and the role of gonad development in overwintering strategy.- Marine Biology, **63**: 159-164.
- TANDE, K.S. (1982): Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: generation cycles, and variations in body weight and body content of carbon and nitrogen related to overwintering and reproductions in the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus).- J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **62**: 129-142.
- TANDE, K.S. UND BAMSTEDT, U. (1985): Grazing rates of the copepods *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* in arctic waters of the Barents Sea.- Marine Biology, **87**: 251-258.
- TANDE, K. S., HASSEL, A. UND SLAGSTAD, D. (1985): Gonad maturation and possible life cycle strategies in *Calanus finmarchicus* and *Calanus glacialis* in the northwestern part of the Barents Sea.- In: GREY, J.S. UND CHRISTIANSEN, M. E. (eds.): Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms.- Proceedings from the 18th European Marine Biology Symposium, Oslo, August 1983: 141-155; Chichester (Wiley).

- TANDE, K.S. (1988): Aspects of developmental and mortality rates in *Calanus finmarchicus* related to equiproportional development.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **44**: 51-58.
- TANDE, K.S. UND HENDERSON, R.J. (1988): Lipid composition of copepodite stages and adult females of *Calanus glacialis* in arctic waters of the Barents Sea.- Polar Biology, **8**: 333-339.
- TANDE, K.S. UND WASSMANN, P. (1994): Comparative fluxes of biogenic matter and trophodynamic interactions across the shelf break of northern Norway and the Celtic Sea.- Ocean Margin Exchange (OMEX), First annual report (August 1994), Subproject C: Biological Process: c-33.
- THIEL, H., PFANNKUCHE, O., SCHRIEVER, G., LOCHTE, K., GOODAY, A.J., HEMLEBEN, C., MANTOURA, R.F.C., TURLEY, C.M., PATCHING, J.W. UND RIEMANN, F. (1988/89): Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic.- Biol. Oceanogr., **6**: 203-239.
- THOMSEN, C. (1993a): Verfolgung pelagischer Prozesse mit Hilfe von biochemischen Komponenten am Beispiel der Alkenone (C_{37:2}, C_{37:3}).- Berichte Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, **43**: 1-94.
- THOMSEN, L. (1993b): Untersuchungen zur Bodennepheloidschicht am westlichen Barents See Kontinentalhang.- Berichte Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, **39**: 1-93.
- UNSTAD, K.H. UND TANDE, K.S. (1991): Depth distribution of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* in relation to environmental conditions in the Barents Sea.- In: SAKSHAUG, E., HOPKINS, C.C.E. UND OERITSLAND, N.A. (eds.): Pro Mare Symp. on Marine Ecology, Trondheim (Norway), 12-16 May 1990.- Polar Research **10**: 409-420.
- VAN AKEN, H.M., QUADFASSEL, D. UND WARPAKOWSKI, A. (1991): The arctic front in the Greenland Sea during february 1989: Hydrographic and biological observations.- Journal of Geophysical Research, **96**: 4739-4750.
- VOSS, M. (1991): Content of copepod faecal pellets in relation to food supply in Kiel Bight and its effect on sedimentation rate.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **75**: 217-225.
- WANG, R. UND CONOVER, R.J. (1986): Dynamics of gut pigment in the copepod *Temora longicornis* and the determination of *in situ* grazing rates.- Limnol. Oceanogr., **31**: 567-877.
- WASSMANN, P., VERNET, M., MITCHELL, B.G. UND REY, F. (1990): Mass sedimentation of *phaeocystis pouchetii* in the Barents Sea.- Mar. Ecol. Prog. Ser., **66**: 183-195.
- WASSMANN, P., PEINERT, R. UND SMETACEK, V. (1991): Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar Northeast Atlantic.- Polar Research, **10**: 209-228.
- WASSMANN, P. UND SLAGSTAD, D. (1993): Seasonal and annual dynamics of carbon flux in the Barents Sea: A model approach.- Polar. Biol., **13**, in press.

- WIEBE, P.H., MADIN, L.P., HAURY, L.R., HARBISON, G.R. UND PHILBIN, L.M. (1979): Diel vertical migration by *Salpa aspera* and its potential for large-scale particulate organic matter transport to the deep-sea.- *Marine Biology*, **53**: 249-255.
- WIBORG, K.F. (1954): Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters off western and northwestern Norway.- *Rep. Norw. Fish. Invest*, **11**: 1-246.
- WILLIAMS, R. UND CONWAY, D.V.P. (1980): Vertical distributions of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* (Crustacea: Copeoda).- *Marine Biology*, **60**: 57-61.
- ZEITZSCHEL, B., DIEKMANN, P. UND UHLMANN, L. (1978): A new multidimensional sediment trap.- *Marine Biology*, **45**: 285-288.
- ZELLER, U. (1990): Untersuchungen zum Vorkommen und zur Nahrungsökologie von Copepoden in der Grönlandsee.- Universität Kiel, unveröff. Diplomarbeit: 1-73.

Tab. A: Saisonale Mesozooplanktonzusammensetzung (Ind m⁻²) und -abundanz (%) in den Tiefenintervallen 0-100 m, 100-200 m, 200-300 m, 300-500 m und 500-1000 m.

Winter 1991							
Station: 233							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	n.v.	n.v.	n.v.	15000	17800	32800	84
<i>C. hyperboreus</i>	n.v.	n.v.	n.v.	40	440	480	1
<i>M. longa</i>	n.v.	n.v.	n.v.	1260	1560	2820	7
<i>M. lucens</i>	n.v.	n.v.	n.v.	60	0	60	0
<i>Appendicularia</i>	n.v.	n.v.	n.v.	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	n.v.	n.v.	n.v.	160	1300	1460	4
<i>Euphausiacea</i>	n.v.	n.v.	n.v.	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	n.v.	n.v.	n.v.	560	300	860	2
Rest	n.v.	n.v.	n.v.	180	484	664	2
Summe	n.v.	n.v.	n.v.	17260	21884	39144	
Station: 245							
Tiefenintervall (m)	0-600	600-750	750-1200	1200-1250	1250-1300	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	264	48	4228	19840	12056	36436	91
<i>C. hyperboreus</i>	48	28	560	64	96	796	2
<i>M. longa</i>	24	8	660	584	184	1460	4
<i>M. lucens</i>	0	4	0	136	0	140	0
<i>Appendicularia</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	8	0	272	68	92	440	1
<i>Euphausiacea</i>	0	0	8	68	20	96	0
<i>Chaetognatha</i>	8	0	52	180	16	256	1
Rest	12	12	224	236	68	552	1
Summe	364	100	6004	21176	12532	40176	
Station: 246							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	228	1028	696	2733	27420	32105	84
<i>C. hyperboreus</i>	0	8	0	0	376	384	1
<i>M. longa</i>	160	56	44	180	1920	2360	6
<i>M. lucens</i>	220	68	36	120	280	724	2
<i>Appendicularia</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	8	44	48	104	940	1144	3
<i>Euphausiacea</i>	0	32	0	43	100	175	0
<i>Chaetognatha</i>	0	8	0	40	508	556	1
Rest	32	64	40	40	400	576	2
Summe	648	1308	864	3260	31944	38024	
Frühjahr 1991							
Station: 2							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	130840	6493	1700	16640	21320	176993	91
<i>C. hyperboreus</i>	280	667	1140	440	680	3207	2
<i>M. longa</i>	0	2453	1930	1160	1400	6943	4
<i>M. lucens</i>	40	53	30	0	40	163	0
<i>Appendicularia</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	0	0	70	960	1840	2870	1
<i>Euphausiacea</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	840	40	230	240	0	1350	1
Rest	1720	27	110	360	520	2737	1
Summe	133720	9733	5210	19800	25800	194263	
Station: 3							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	93200	124	144	972	1596	96036	94
<i>C. hyperboreus</i>	1880	8	156	128	64	2236	2
<i>M. longa</i>	80	192	360	512	152	1296	1
<i>M. lucens</i>	0	0	8	0	0	8	0
<i>Appendicularia</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euphausiacea</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	0	0	0	56	56	112	0
Rest	2640	0	36	112	132	2920	3
Summe	97800	324	704	1780	2000	102608	
Station: 5							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	568	32000	380	376	1460	34784	82
<i>C. hyperboreus</i>	20	240	40	280	148	728	2
<i>M. longa</i>	20	1680	664	88	556	3008	7
<i>M. lucens</i>	4	80	32	4	8	128	0
<i>Appendicularia</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	0	0	20	24	1080	1124	3
<i>Euphausiacea</i>	0	0	8	8	0	16	0
<i>Chaetognatha</i>	0	1200	16	32	112	1360	3
Rest	12	1160	108	20	216	1516	4
Summe	624	36360	1268	832	3580	42664	

Fortsetzung Tab. A

Sommer 1991							
Station: 375							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	16640	4204	4264	2428	17240	44776	88
<i>C. hyperboreus</i>	0	8	8	24	280	320	1
<i>M. longa</i>	0	12	64	456	200	732	1
<i>M. lucens</i>	0	8	16	124	40	188	0
<i>Appendicularia</i>	600	24	0	0	120	744	1
<i>Ostracoda</i>	0	0	0	0	920	920	2
<i>Euphausiacea</i>	0	4	40	0	0	44	0
<i>Chaetognatha</i>	0	84	36	108	600	828	2
Rest	1600	88	148	208	480	2524	5
Summe	18840	4432	4576	3348	19880	51076	
Station: 397							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	23400	344	1240	12060	37160	74204	88
<i>C. hyperboreus</i>	0	4	32	80	520	636	1
<i>M. longa</i>	0	44	808	520	1880	3252	4
<i>M. lucens</i>	0	0	32	20	0	52	0
<i>Appendicularia</i>	2800	8	0	0	120	2928	3
<i>Ostracoda</i>	0	0	0	0	480	480	1
<i>Euphausiacea</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	680	0	104	160	280	1224	1
Rest	120	0	0	200	760	1080	1
Summe	27000	400	2216	13040	41200	83856	
Station: 400							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	41560	520	1192	11320	40480	95072	91
<i>C. hyperboreus</i>	0	4	12	160	480	656	1
<i>M. longa</i>	0	0	316	480	2360	3156	3
<i>M. lucens</i>	0	0	68	0	80	148	0
<i>Appendicularia</i>	2480	28	32	0	240	2780	3
<i>Ostracoda</i>	0	0	4	0	640	644	1
<i>Euphausiacea</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	760	24	40	280	200	1304	1
Rest	360	64	140	160	360	1084	1
Summe	45160	640	1804	12400	44840	104844	
Station: 422							
Tiefenintervall (m)	0-25	25-50	50-100	100-200	200-300	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	4500	3860	3572	2268	2260	16460	82
<i>C. hyperboreus</i>	0	0	104	12	36	152	1
<i>M. longa</i>	0	0	0	12	256	268	1
<i>M. lucens</i>	0	0	0	0	40	40	0
<i>Appendicularia</i>	800	680	40	0	0	1520	8
<i>Ostracoda</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euphausiacea</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	0	0	100	16	36	152	1
Rest	650	530	76	32	124	1412	7
Summe	5950	5070	3892	2340	2752	20004	
Station: 436							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	34200	1812	664	2312	44520	83508	94
<i>C. hyperboreus</i>	0	4	0	16	1000	1020	1
<i>M. longa</i>	0	44	296	112	2160	2612	3
<i>M. lucens</i>	0	16	76	8	0	100	0
<i>Appendicularia</i>	80	24	0	0	0	104	0
<i>Ostracoda</i>	0	0	0	12	200	212	0
<i>Euphausiacea</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetognatha</i>	0	28	0	84	320	432	0
Rest	0	144	92	92	240	568	1
Summe	34280	2072	1128	2636	48440	88556	
Winter 1993							
Station: 480-3							
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Summe	Abundanz
	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	Ind m ⁻²	%
<i>C. finmarchicus</i>	1292	556	1256	908	20840	24852	87
<i>C. hyperboreus</i>	8	0	0	0	0	8	0
<i>M. longa</i>	360	64	160	60	800	1444	5
<i>M. lucens</i>	4	0	16	0	0	20	0
<i>Appendicularia</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracoda</i>	72	0	76	192	760	1100	4
<i>Euphausiacea</i>	4	0	0	4	0	8	0
<i>Chaetognatha</i>	64	0	60	36	320	480	2
Rest	380	152	112	20	120	784	3
Summe	2184	772	1680	1220	22840	28696	

Tab. B: Mesozooplanktonkohlenstoffgehalt ($\mu\text{g C m}^{-3}$) und -biomasse (%), differenziert nach Arten und Gruppen in den beprobten Tiefenintervallen.

Winter 1991							
Station: 233							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	n.v.	n.v.	n.v.	14909,20	6972,44	21881,64	77
<i>C. hyperboreus</i>	n.v.	n.v.	n.v.	279,80	1032,80	1312,60	5
<i>M. longa</i>	n.v.	n.v.	n.v.	1121,40	150,68	1272,08	4
<i>M. lucens</i>	n.v.	n.v.	n.v.	4,50	0,00	4,50	0
<i>Appendicularia</i>	n.v.	n.v.	n.v.	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	n.v.	n.v.	n.v.	56,21	354,97	411,18	1
<i>Euphausiacea</i>	n.v.	n.v.	n.v.	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	n.v.	n.v.	n.v.	1347,20	1010,40	2357,60	8
Rest	n.v.	n.v.	n.v.	675,50	387,41	1062,91	4
Summe	n.v.	n.v.	n.v.	18393,81	9908,71	28302,52	
Station: 245							
Tiefenintervall (m)	0-600 $\mu\text{g C m}^{-3}$	600-750 $\mu\text{g C m}^{-3}$	750-1200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	1200-1250 $\mu\text{g C m}^{-3}$	1250-1300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	84,52	57,71	1428,54	76011,20	44518,00	122099,97	89
<i>C. hyperboreus</i>	22,34	159,73	606,88	1374,56	1253,20	3416,71	2
<i>M. longa</i>	1,79	3,04	65,20	596,32	155,28	821,63	1
<i>M. lucens</i>	0,00	0,40	0,00	40,80	0,00	41,20	0
<i>Appendicularia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	2,35	0,00	69,25	121,63	192,98	386,21	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	31,72	2011,12	759,36	2802,20	2
<i>Chaetognatha</i>	22,45	0,00	194,60	6062,40	538,88	6818,33	5
Rest	8,41	26,69	116,49	504,40	835,44	1491,43	1
Summe	141,85	247,57	2512,67	86722,43	48253,14	137877,67	
Station: 246							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	477,76	1954,12	1380,28	2752,00	10754,04	17318,20	82
<i>C. hyperboreus</i>	0,00	68,56	0,00	0,00	793,04	861,60	4
<i>M. longa</i>	88,72	31,44	23,84	28,10	166,52	338,62	2
<i>M. lucens</i>	33,00	10,20	5,40	9,00	8,40	66,00	0
<i>Appendicularia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	5,94	71,85	26,22	25,52	242,41	371,93	2
<i>Euphausiacea</i>	0,00	898,00	0,00	118,00	150,00	1166,00	6
<i>Chaetognatha</i>	0,00	0,04	0,00	0,20	0,33	0,57	0
Rest	61,24	0,46	284,52	132,73	375,08	1037,54	5
Summe	666,66	3218,17	1720,26	3065,55	12489,82	21160,45	
Frühjahr 1991							
Station: 2							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	34134,00	2897,73	692,50	2682,00	2100,08	42506,31	46
<i>C. hyperboreus</i>	394,40	6828,27	11844,40	2421,80	676,32	22165,19	24
<i>M. longa</i>	0,00	1260,40	987,50	286,60	125,84	2660,34	3
<i>M. lucens</i>	6,00	8,00	4,50	0,00	1,20	19,70	0
<i>Appendicularia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	71,00	788,40	303,04	1162,44	1
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	7072,80	939,60	5402,70	2818,80	0,00	16233,90	18
Rest	5484,00	69,33	234,00	449,20	573,92	6810,45	7
Summe	47091,20	12003,33	19236,60	9446,80	3780,40	91558,33	
Station: 3							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	22701,60	35,40	58,08	155,62	84,95	23035,65	40
<i>C. hyperboreus</i>	16432,40	85,68	1790,04	803,80	123,63	19235,55	33
<i>M. longa</i>	45,60	97,80	184,16	123,88	16,08	467,52	1
<i>M. lucens</i>	0,00	0,00	1,20	0,00	0,00	1,20	0
<i>Appendicularia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	0,00	0,00	0,00	657,72	263,09	920,81	2
Rest	13493,40	0,00	282,13	463,88	227,03	14466,45	25
Summe	52673,00	218,88	2315,61	2204,90	714,78	58127,18	
Station: 5							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	195,16	8545,20	128,48	46,78	99,03	9014,65	23
<i>C. hyperboreus</i>	174,84	1372,80	296,40	1557,60	296,83	3698,47	10
<i>M. longa</i>	9,68	625,60	246,64	16,50	44,35	942,77	2
<i>M. lucens</i>	0,60	12,00	4,80	0,30	0,24	17,94	0
<i>Appendicularia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	18,28	8,28	207,44	234,01	1
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	78,48	98,80	0,00	177,28	0
<i>Chaetognatha</i>	0,00	20044,80	328,86	289,71	526,18	21189,55	55
Rest	158,92	2907,40	108,00	55,96	248,39	3478,67	9
Summe	539,20	33507,80	1209,94	2073,93	1422,46	38753,34	

Fortsetzung Tab. B

Sommer 1991							
Station: 375							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	8549,20	8753,12	9311,60	2583,84	8096,24	37294,00	79
<i>C. hyperboreus</i>	0,00	18,40	18,40	44,86	397,92	479,58	1
<i>M. longa</i>	0,00	3,12	42,28	189,12	13,44	247,96	1
<i>M. lucens</i>	0,00	1,20	2,40	9,30	1,20	14,10	0
<i>Appendicularia</i>	48,00	1,92	0,00	0,00	1,92	51,84	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	198,09	198,09	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	6,54	125,11	0,00	0,00	131,65	0
<i>Chaetognatha</i>	0,00	1530,48	655,92	983,88	2186,40	5356,68	11
Rest	2278,88	191,04	51,64	297,71	753,68	3572,95	8
Summe	10876,08	10505,82	10207,35	4108,71	11648,89	47346,85	
Station: 397							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	10905,60	601,72	2200,28	13489,20	17269,52	44466,32	74
<i>C. hyperboreus</i>	0,00	9,20	102,12	260,20	829,92	1201,44	2
<i>M. longa</i>	0,00	17,28	824,04	244,70	401,92	1487,94	2
<i>M. lucens</i>	0,00	0,00	4,80	1,50	0,00	6,30	0
<i>Appendicularia</i>	224,00	0,64	0,00	0,00	1,92	226,56	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	152,64	152,64	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	7288,00	0,00	1639,80	1275,40	1020,32	11223,52	19
Rest	24,00	38,24	261,64	272,70	451,12	1047,70	2
Summe	18441,60	667,08	5032,68	15543,70	20127,36	59812,42	
Station: 400							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	42215,60	982,04	2326,76	12661,60	18461,92	76647,92	82
<i>C. hyperboreus</i>	0,00	9,20	167,88	417,80	718,00	1312,88	1
<i>M. longa</i>	0,00	0,00	426,72	204,00	537,20	1167,92	1
<i>M. lucens</i>	0,00	0,00	10,20	0,00	2,40	12,60	0
<i>Appendicularia</i>	198,40	2,24	2,56	0,00	3,84	207,04	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	2,97	0,00	144,49	147,46	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	7288,00	147,22	692,36	2004,20	728,80	10860,58	12
Rest	1069,00	299,18	217,92	242,20	1140,40	2968,70	3
Summe	50771,00	1439,88	3847,37	15529,80	21737,05	93325,10	
Station: 422							
Tiefenintervall (m)	0-25 $\mu\text{g C m}^{-3}$	25-50 $\mu\text{g C m}^{-3}$	50-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	10300,00	10215,20	13589,84	4669,68	5047,16	44337,08	90
<i>C. hyperboreus</i>	0,00	0,00	449,04	27,60	76,68	553,32	1
<i>M. longa</i>	0,00	0,00	0,00	14,80	367,12	381,92	1
<i>M. lucens</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	6,00	6,00	0
<i>Appendicularia</i>	248,20	225,40	6,40	0,00	0,00	480,00	1
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	0,00	0,00	1822,00	218,64	473,72	2514,36	5
Rest	14,00	18,00	128,28	222,16	347,56	730,00	1
Summe	10562,20	10458,60	15995,56	5152,88	6318,24	49002,68	
Station: 436							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	30206,40	3547,80	1296,32	2033,54	20351,76	57435,82	91
<i>C. hyperboreus</i>	0,00	0,64	0,00	48,98	1390,48	1440,10	2
<i>M. longa</i>	0,00	28,96	345,60	27,12	522,56	924,24	1
<i>M. lucens</i>	0,00	2,40	11,40	0,60	0,00	14,40	0
<i>Appendicularia</i>	6,40	1,92	0,00	0,00	0,00	8,32	0
<i>Ostracoda</i>	0,00	0,00	0,00	3,67	65,41	69,08	0
<i>Euphausiacea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Chaetognatha</i>	0,00	437,28	0,00	692,36	1166,08	2295,72	4
Rest	0,00	363,48	345,58	135,27	84,80	929,13	1
Summe	30212,80	4382,48	1998,90	2941,54	23581,09	63116,81	
Winter 1993							
Station: 480-3							
Tiefenintervall (m)	0-100 $\mu\text{g C m}^{-3}$	100-200 $\mu\text{g C m}^{-3}$	200-300 $\mu\text{g C m}^{-3}$	300-500 $\mu\text{g C m}^{-3}$	500-1000 $\mu\text{g C m}^{-3}$	Summe $\mu\text{g C m}^{-3}$	Biomasse %
<i>C. finmarchicus</i>	2016,12	943,28	2461,84	463,16	7907,44	13791,84	61
<i>C. hyperboreus</i>	43,32	0,00	0,00	0,00	0,00	43,32	0
<i>M. longa</i>	122,80	22,48	46,84	5,88	47,28	245,28	1
<i>M. lucens</i>	0,60	0,00	2,40	0,00	0,00	3,00	0
<i>Appendicularia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0
<i>Ostracoda</i>	25,20	0,00	48,08	22,21	92,08	187,57	1
<i>Euphausiacea</i>	135,24	0,00	0,00	20,79	0,00	156,03	1
<i>Chaetognatha</i>	5388,80	0,00	689,56	145,95	1077,76	7302,07	32
Rest	192,54	144,34	216,60	89,77	146,48	789,73	4
Summe	7924,62	1110,10	3465,32	747,76	9271,04	22518,84	

Tab. C: Vertikalverteilung (Ind m⁻³) der CI-CV Entwicklungsstadien und adulte Weibchen und Männchen von *Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* an der Verankerungsposition (BI-2).

<i>Calanus finmarchicus</i>						<i>Calanus hyperboreus</i>						<i>Metridia longa</i>					
Station: 246						Station: 246						Station: 246					
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000
	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³
CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,07	0,04
CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,47	0,12
CIII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CIII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CIII	0,04	0,00	0,04	0,00	0,04
CIV	0,16	2,12	0,52	1,00	10,44	CIV	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	CIV	0,00	0,00	0,00	0,00	0,64
CV	1,08	5,84	4,68	11,00	42,00	CV	0,00	0,08	0,00	0,00	0,28	CV	0,04	0,00	0,00	0,00	0,56
CVI (W)	1,00	1,52	0,52	0,00	2,32	CVI (W)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	CVI (W)	1,52	0,52	0,40	0,00	1,84
CVI (M)	0,04	0,80	1,24	2,00	0,08	CVI (M)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	CVI (M)	0,00	0,04	0,00	0,00	0,60
Station: 2						Station: 2						Station: 2					
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000
	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³
CI	225,20	0,00	0,20	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CII	224,80	0,27	0,10	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08
CIII	211,60	0,00	1,20	0,60	0,00	CIII	1,60	0,00	0,00	0,00	0,00	CIII	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00
CIV	122,80	3,00	2,80	4,80	7,84	CIV	1,20	0,00	0,20	0,00	0,64	CIV	0,00	1,21	0,50	0,40	0,16
CV	329,20	40,00	7,60	24,00	30,88	CV	0,00	3,00	5,90	1,00	0,56	CV	0,00	3,20	1,30	0,40	0,48
CVI (W)	194,40	19,00	3,50	53,00	3,60	CVI (W)	0,00	3,00	5,30	1,20	0,08	CVI (W)	0,00	20,00	13,40	3,40	1,20
CVI (M)	0,40	2,00	1,60	0,80	0,32	CVI (M)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	CVI (M)	0,00	0,13	1,90	1,60	0,88
Station: 375						Station: 375						Station: 375					
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000
	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³
CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CII	61,20	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CIII	67,20	0,00	0,00	0,00	0,00	CIII	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	CIII	0,00	0,00	0,08	0,28	0,00
CIV	18,00	6,08	3,84	2,28	1,04	CIV	0,00	0,08	0,08	0,06	0,24	CIV	0,00	0,04	0,00	0,04	0,00
CV	14,00	21,68	27,16	8,80	30,88	CV	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	CV	0,00	0,08	0,28	0,68	0,24
CVI (W)	6,00	14,28	11,64	1,02	2,56	CVI (W)	0,00	0,00	0,00	0,02	0,16	CVI (W)	0,00	0,00	0,16	0,88	0,00
CVI (M)	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	CVI (M)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CVI (M)	0,00	0,00	0,12	0,40	0,16
Station: 480-3						Station: 480-3						Station: 480-3					
Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000	Tiefenintervall (m)	0-100	100-200	200-300	300-500	500-1000
	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³		Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³	Ind m ⁻³
CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CI	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CII	0,40	0,01	0,00	0,00	0,00
CIII	0,00	0,27	0,00	0,00	0,00	CIII	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CIII	0,48	0,07	0,08	0,00	0,00
CIV	15,92	1,56	4,24	2,93	8,20	CIV	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	CIV	0,00	0,00	0,80	0,00	0,40
CV	24,40	1,19	8,08	2,48	4,56	CV	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	CV	0,24	0,05	0,52	0,60	3,00
CVI (W)	1,36	0,01	0,24	0,12	0,16	CVI (W)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CVI (W)	0,08	0,00	0,12	0,04	0,20
CVI (M)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CVI (M)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	CVI (M)	0,40	0,03	0,08	0,00	0,00
													0,40	0,03	0,08	0,00	0,00

Tab. D: Tiefenverteilung von Appendicularien (Ind m⁻³) entlang des Transects vom offenen Meer zum Schelf.

Tiefeintervall (m)	St. 375 Ind m ⁻³	St. 436 Ind m ⁻³	St. 400 Ind m ⁻³	St. 397 Ind m ⁻³	Tiefeintervall (m)	St. 422 Ind m ⁻³
0-100	6,00	0,80	24,80	28,00	0-25	50,00
100-200	0,24	0,24	0,30	0,08	25-50	9,20
200-300	0,00	0,00	0,32	0,00	50-100	0,80
300-500	0,00	0,00	0,00	0,00	100-200	0,00
500-1000	0,24	0,00	0,48	0,24	200-300	0,00
Summe	6,48	1,04	25,90	28,32	Summe	60,00

Tab. E: Trockengewicht TG (µg Ind⁻¹), Lipidgehalt (µg Ind⁻¹) und Lipidanteil (%) am Trockengewicht von *C. finmarchicus*.

<i>Calanus finmarchicus</i>						
Expedition	Anzahl der gemessenen Tiere	TG (µg Ind ⁻¹)	Lipidgehalt (µg Ind ⁻¹)	Mittelwert	Lipidanteil am TG (%)	Mittelwert
Winter'91	20	726,50	255,50	255,50	35,17	35,17
Frühjahr'91	100	277,50	18,80		6,77	
Frühjahr'91	100	275,40	34,30		12,45	
Frühjahr'91	100	211,80	10,20		4,82	
Frühjahr'91	100	237,20	55,00		20,58	
Frühjahr'91	100	299,90	66,50	56,37	22,17	18,59
Frühjahr'91	82	302,07	70,00		23,71	
Frühjahr'91	50	320,80	76,60		23,88	
Frühjahr'91	100	332,20	105,10		31,64	
Frühjahr'91	50	332,20	70,80		21,31	
Sommer'91	100	462,50	227,40		49,17	
Sommer'91	100	475,60	230,90		48,55	
Sommer'91	100	455,40	215,10		47,23	
Sommer'91	100	452,60	229,90	216,16	50,80	43,21
Sommer'91	50	541,20	202,60		37,44	
Sommer'91	50	705,00	157,00		22,27	
Sommer'91	100	526,90	264,50		50,20	
Sommer'91	100	504,30	201,90		40,04	
Winter'93	100	340,50	158,30		46,49	
Winter'93	100	373,20	146,0		39,12	
Winter'93	100	105,90	163,60		40,31	
Winter'93	100	354,10	156,80		44,28	
Winter'93	100	410,80	194,10		47,25	
Winter'93	100	392,00	167,20		42,65	
Winter'93	100	362,60	143,10		39,46	
Winter'93	50	252,40	172,60		68,38	
Winter'93	50	456,60	207,60	130,12	45,47	39,23
Winter'93	100	388,80	178,90		46,01	
Winter'93	100	189,20	91,20		48,20	
Winter'93	20	310,00	105,00		33,87	
Winter'93	50	237,40	54,80		23,08	
Winter'93	50	203,00	50,80		25,02	
Winter'93	50	305,60	84,60		27,68	
Winter'93	20	252,50	78,00		30,89	
Winter'93	20	318,50	59,50		18,68	

Tab. F: Trockengewicht TG ($\mu\text{g Ind}^{-1}$), Lipidgehalt ($\mu\text{g Ind}^{-1}$) und Lipidanteil (%) am Trockengewicht von *C. hyperboreus*.

Expedition	Anzahl der gemessenen Tiere	TG ($\mu\text{g Ind}^{-1}$)	Lipidgehalt ($\mu\text{g Ind}^{-1}$)	Mittelwert	Lipidanteil am TG (%)	Mittelwert
Frühjahr'91	10	1622.00	40.00		2,47	
Frühjahr'91	10	1758.00	143.00		8,13	
Frühjahr'91	10	1971.00	181.00		9,18	
Frühjahr'91	20	2793.00	196.50		7,04	
Frühjahr'91	20	2599.00	153.00	211.00	5,89	11,48
Frühjahr'91	20	2699.00	151.00		5,59	
Frühjahr'91	50	966.00	175.80		18,20	
Frühjahr'91	40	1718.75	319.75		18,60	
Frühjahr'91	50	1944.80	281.20		14,46	
Frühjahr'91	10	2449.00	572.00		23,36	
Frühjahr'91	100	807.30	107.80		13,35	
Sommer'91	50	1928.00	357.80		18,56	
Sommer'91	27	1539.63	195.93	315,24	12,73	21,97
Sommer'91	20	1132.00	392.00		34,63	

Tab.G: Vertikaler Partikelfluß ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$): Trockengewicht (TG), partikulärer organischer Kohlenstoff (POC), Kalziumkarbonat (CaCO_3) sowie biogenes und lithogenes Material am Barents See Kontinentalhang (BI-2) in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe im Zeitraum von März bis Juli 1991.

Tiefe: 610 m						
Fangintervall		TG	CaCO_3	POC	Biogenes M.	Lithogenes M.
von	bis	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$
16. Mär	23. Mär	23,87	18,88	4,01	n.v.	n.v.
23. Mär	30. Mär	34,88	20,77	5,02	31,55	3,33
30. Mär	06. Apr	30,47	13,20	4,74	23,32	7,15
06. Apr	13. Apr	38,03	12,27	6,96	27,01	11,02
13. Apr	20. Apr	26,56	13,28	5,42	24,65	1,91
20. Apr	27. Apr	21,59	5,48	3,49	13,06	8,53
27. Apr	04. Mai	12,61	5,58	2,18	10,15	2,46
04. Mai	11. Mai	31,11	13,37	2,48	18,82	12,29
11. Mai	18. Mai	29,08	13,52	2,59	19,82	9,26
18. Mai	25. Mai	46,57	20,49	4,38	31,89	14,68
25. Mai	01. Jun	59,17	38,23	4,01	48,65	10,52
01. Jun	08. Jun	118,62	69,30	10,11	97,62	21,00
08. Jun	15. Jun	116,02	44,34	17,07	92,78	23,24
15. Jun	22. Jun	132,16	50,78	16,98	106,70	25,46
22. Jun	29. Jun	260,05	146,97	46,13	n.v.	n.v.
29. Jun	06. Jul	105,09	74,69	9,44	100,94	4,15
06. Jul	13. Jul	101,26	75,59	6,00	93,00	8,26
13. Jul	20. Jul	141,31	100,15	9,72	126,89	14,42
20. Jul	23. Jul	183,69	141,85	12,37	183,52	0,17

Tiefe: 1840 m						
Fangintervall		TG	Ca CO_3	POC	Biogenes M.	Littogenes M.
von	bis	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$
16. Mär	23. Mär	46,43	5,55	2,44	12,63	33,80
23. Mär	30. Mär	10,12	2,82	0,63	4,93	5,19
30. Mär	06. Apr	22,78	3,27	0,68	5,71	17,07
06. Apr	13. Apr	14,89	3,41	0,44	5,05	9,84
13. Apr	20. Apr	83,94	22,92	2,99	31,96	51,98
20. Apr	27. Apr	49,79	12,82	1,86	18,63	31,16
27. Apr	04. Mai	39,79	7,91	1,62	12,69	27,10
04. Mai	11. Mai	86,44	21,01	3,20	30,04	56,40
11. Mai	18. Mai	84,81	9,55	2,99	19,02	65,79
18. Mai	25. Mai	68,07	20,64	2,97	30,47	37,60
25. Mai	01. Jun	66,89	6,00	2,73	15,38	51,51
01. Jun	08. Jun	148,97	40,33	7,37	63,91	85,06
08. Jun	15. Jun	197,99	54,02	11,33	89,85	108,14
15. Jun	22. Jun	421,17	91,31	20,48	167,58	253,59
22. Jun	29. Jun	651,63	195,72	50,98	366,06	285,57
29. Jun	06. Jul	448,21	112,29	29,98	207,26	240,95
06. Jul	13. Jul	388,52	95,86	29,10	182,42	206,10
13. Jul	20. Jul	266,17	75,06	23,37	145,58	120,59
20. Jul	23. Jul	395,91	111,61	24,54	180,19	215,72

Tiefe: 1950 m						
Fangintervall		TG	CaCO_3	POC	Biogenes M.	Littogenes M.
von	bis	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$	$\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$
16. Mär	23. Mär	150,65	36,74	4,14	49,27	101,38
23. Mär	30. Mär	270,65	61,02	5,72	75,52	195,13
30. Mär	06. Apr	191,26	49,38	5,47	61,40	129,86
06. Apr	13. Apr	166,89	38,83	4,12	49,73	117,16
13. Apr	20. Apr	242,87	56,39	5,49	68,24	174,63
20. Apr	27. Apr	133,46	21,49	3,47	30,23	103,23
27. Apr	04. Mai	161,84	46,02	4,49	55,46	106,38
04. Mai	11. Mai	605,70	160,43	10,31	189,79	415,91
11. Mai	18. Mai	342,41	68,76	7,13	88,52	253,89
18. Mai	25. Mai	207,63	43,11	6,40	59,57	148,06
25. Mai	01. Jun	249,83	68,76	6,64	86,34	163,49
01. Jun	08. Jun	363,42	39,29	11,42	67,66	295,76
08. Jun	15. Jun	238,28	44,93	12,01	73,81	164,47
15. Jun	22. Jun	405,07	74,58	29,92	138,29	266,78
22. Jun	29. Jun	664,63	n.v.	44,85	n.v.	n.v.
29. Jun	06. Jul	845,11	230,20	31,58	318,51	526,60
06. Jul	13. Jul	367,03	90,48	24,30	138,83	228,20
13. Jul	20. Jul	389,83	122,77	20,66	169,28	220,55
20. Jul	23. Jul	356,89	67,05	33,45	122,14	234,75

Tab. H: Sedimentationsraten von Appendicularien-, Ostracoden-, Euphausiiden- und Copepodenkotballen (Kotb. m⁻² d⁻¹) in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe von März bis Juli 1991 am Barents See Kontinentalhang.

		Tiefe 610 m			
Fangintervall		<i>Appendicularia</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Euphausiacea</i>
von	bis	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)
16. Mär	23. Mär	18	114	0	0
23. Mär	30. Mär	79	185	0	0
30. Mär	06. Apr	62	240	0	0
06. Apr	13. Apr	54	843	18	0
13. Apr	20. Apr	72	613	9	0
20. Apr	27. Apr	417	674	18	0
27. Apr	04. Mai	195	142	0	0
04. Mai	11. Mai	141	159	0	0
11. Mai	18. Mai	88	70	18	0
18. Mai	25. Mai	177	176	18	18
25. Mai	01. Jun	142	176	36	35
01. Jun	08. Jun	247	177	70	0
08. Jun	15. Jun	744	993	0	0
15. Jun	22. Jun	1846	1207	71	0
22. Jun	29. Jun	3052	7	0	0
29. Jun	06. Jul	2591	212	141	35
06. Jul	13. Jul	1348	142	141	0
13. Jul	20. Jul	1596	177	35	213
20. Jul	23. Jul	1435	90	0	90

		Tiefe 1840 m			
Fangintervall		<i>Appendicularia</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Euphausiacea</i>
von	bis	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)
16. Mär	23. Mär	909	563	72	0
23. Mär	30. Mär	90	146	0	0
30. Mär	06. Apr	209	463	18	0
06. Apr	13. Apr	327	73	0	0
13. Apr	20. Apr	1492	2347	18	0
20. Apr	27. Apr	782	1218	9	0
27. Apr	04. Mai	836	1419	18	0
04. Mai	11. Mai	800	2319	81	0
11. Mai	18. Mai	927	3565	154	36
18. Mai	25. Mai	854	1946	109	54
25. Mai	01. Jun	874	1309	218	18
01. Jun	08. Jun	3347	4329	328	146
08. Jun	15. Jun	2910	3493	437	182
15. Jun	22. Jun	6331	2838	874	437
22. Jun	29. Jun	9748	2038	509	656
29. Jun	06. Jul	10842	3711	437	291
06. Jul	13. Jul	9751	4656	292	291
13. Jul	20. Jul	7713	2765	146	73
20. Jul	23. Jul	15257	4228	184	0

		Tiefe 1950 m			
Fangintervall		<i>Appendicularia</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Euphausiacea</i>
von	bis	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)	(Kotb. m ⁻² d ⁻¹)
16. Mär	23. Mär	2418	236	18	18
23. Mär	30. Mär	3420	1746	27	136
30. Mär	06. Apr	509	510	0	45
06. Apr	13. Apr	2146	4329	36	18
13. Apr	20. Apr	2009	3811	36	54
20. Apr	27. Apr	2947	3966	36	36
27. Apr	04. Mai	2111	4038	72	36
04. Mai	11. Mai	3566	15242	109	146
11. Mai	18. Mai	2291	6621	72	218
18. Mai	25. Mai	4111	4184	218	146
25. Mai	01. Jun	2655	6076	145	181
01. Jun	08. Jun	3094	6184	291	291
08. Jun	15. Jun	4257	3748	473	364
15. Jun	22. Jun	6694	2910	291	219
22. Jun	29. Jun	9605	1019	583	0
29. Jun	06. Jul	12952	1455	437	291
06. Jul	13. Jul	7494	946	73	291
13. Jul	20. Jul	9240	1746	219	0
20. Jul	23. Jul	14153	1838	276	184

Tab. I: Kohlenstofffluß von "intakten" Kotballen FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe von März-Juli 1991 am Barents See Kontinentalhang.

		Tiefe 610 m			
Fangintervall		<i>Appendicularia</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Euphausiacea</i>
von	bis	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
16. Mär	23. Mär	0,00	0,01	0,00	0,00
23. Mär	30. Mär	0,01	0,01	0,00	0,00
30. Mär	06. Apr	0,01	0,01	0,00	0,00
06. Apr	13. Apr	0,01	0,04	0,02	0,00
13. Apr	20. Apr	0,03	0,03	0,00	0,00
20. Apr	27. Apr	0,26	0,03	0,05	0,00
27. Apr	04. Mai	0,15	0,00	0,00	0,00
04. Mai	11. Mai	0,10	0,01	0,00	0,00
11. Mai	18. Mai	0,06	0,00	0,00	0,00
18. Mai	25. Mai	0,16	0,01	0,00	0,01
25. Mai	01. Jun	0,08	0,01	0,02	0,01
01. Jun	08. Jun	0,21	0,01	0,21	0,00
08. Jun	15. Jun	0,59	0,06	0,00	0,00
15. Jun	22. Jun	1,02	0,05	0,07	0,00
22. Jun	29. Jun	1,88	0,00	0,00	0,00
29. Jun	06. Jul	1,91	0,01	0,23	0,03
06. Jul	13. Jul	0,92	0,01	0,23	0,00
13. Jul	20. Jul	1,37	0,01	0,01	0,23
20. Jul	23. Jul	0,88	0,00	0,00	0,10

		Tiefe 1840 m			
Fangintervall		<i>Appendicularia</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Euphausiacea</i>
von	bis	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
16. Mär	23. Mär	0,18	0,01	0,13	0,00
23. Mär	30. Mär	0,01	0,00	0,00	0,00
30. Mär	06. Apr	0,03	0,01	0,01	0,00
06. Apr	13. Apr	0,07	0,00	0,00	0,00
13. Apr	20. Apr	0,31	0,06	0,00	0,00
20. Apr	27. Apr	0,16	0,03	0,01	0,00
27. Apr	04. Mai	0,18	0,03	0,02	0,00
04. Mai	11. Mai	0,18	0,06	0,09	0,00
11. Mai	18. Mai	0,20	0,09	0,20	0,03
18. Mai	25. Mai	0,24	0,05	0,25	0,03
25. Mai	01. Jun	0,22	0,03	0,35	0,02
01. Jun	08. Jun	1,00	0,04	0,87	0,08
08. Jun	15. Jun	1,10	0,09	1,09	0,16
15. Jun	22. Jun	2,59	0,08	2,23	0,37
22. Jun	29. Jun	5,04	0,05	1,35	0,45
29. Jun	06. Jul	4,72	0,10	0,94	0,23
06. Jul	13. Jul	5,72	0,13	0,73	0,31
13. Jul	20. Jul	4,72	0,07	0,36	0,08
20. Jul	23. Jul	9,42	0,10	0,77	0,00

		Tiefe 1840 m			
Fangintervall		<i>Appendicularia</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Ostracoda</i>	<i>Euphausiacea</i>
von	bis	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	FPC ($\text{mg m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
16. Mär	23. Mär	0,84	0,01	0,01	0,01
23. Mär	30. Mär	0,98	0,05	0,02	0,10
30. Mär	6. Apr	0,15	0,02	0,00	0,03
6. Apr	13. Apr	0,61	0,10	0,01	0,02
13. Apr	20. Apr	0,65	0,10	0,03	0,02
20. Apr	27. Apr	1,01	0,10	0,01	0,01
27. Apr	4. Mai	0,66	0,11	0,04	0,04
4. Mai	11. Mai	0,57	0,38	0,09	0,08
11. Mai	18. Mai	0,53	0,16	0,04	0,13
18. Mai	25. Mai	1,10	0,11	0,17	0,08
25. Mai	1. Jun	0,69	0,15	0,37	0,14
1. Jun	8. Jun	0,75	0,15	1,33	0,28
8. Jun	15. Jun	1,62	0,09	1,37	0,32
15. Jun	22. Jun	3,15	0,09	1,45	0,20
22. Jun	29. Jun	4,28	0,02	1,51	0,00
29. Jun	6. Jul	6,47	0,05	1,32	0,24
6. Jul	13. Jul	4,85	0,03	0,28	0,29
13. Jul	20. Jul	5,53	0,05	0,38	0,00
20. Jul	23. Jul	8,43	0,04	0,77	0,18

Tab. J: Summe des Kohlenstoffflusses aus "intakten" und "fragmentierten" Kotballen sowie deren Anteil (%) am POC-Fluß in den Phasen I, II und III, in 610 m, 1840 m und 1950 m Tiefe von März bis Juli 1991 am Barents See Kontinentalhang.

		Tiefe		610 m		FPC am POC (%)
		Fangintervall		Summe FPC "intakte" (mg m ⁻² d ⁻¹)	Summe FPC "fragmentierte" (mg m ⁻² d ⁻¹)	
		von	bis			
Phase I		17.Mär	24.Mär	0,01	0,15	9,73%
		24.Mär	31.Mär	0,02	0,15	
		31.Mär	07.Apr	0,02	0,18	
		07.Apr	14.Apr	0,06	0,43	
		14.Apr	21.Apr	0,06	0,39	
		21.Apr	28.Apr	0,34	0,51	
		28.Apr	05.Mai	0,15	0,12	
		05.Mai	12.Mai	0,11	0,44	
Phase II		12.Mai	19.Mai	0,07	0,40	29,03%
		19.Mai	26.Mai	0,19	1,76	
		26.Mai	02.Jun	0,12	1,27	
		02.Jun	09.Jun	0,43	2,08	
		09.Jun	16.Jun	0,65	5,70	
		16.Jun	23.Jun	1,13	4,19	
		23.Jun	30.Jun	1,88	7,64	
		30.Jun	07.Jul	2,18	2,16	
Phase III		07.Jul	14.Jul	1,16	1,42	39,89%
		14.Jul	21.Jul	1,62	3,05	
		21.Jul	24.Jul	0,98	2,99	

		Tiefe		1840 m		FPC am POC (%)
		Fangintervall		Summe FPC "intakte" (mg m ⁻² d ⁻¹)	Summe FPC "fragmentierte" (mg m ⁻² d ⁻¹)	
		von	bis			
Phase I		17.Mär	24.Mär	0,32	0,24	22,66%
		24.Mär	31.Mär	0,02	0,03	
		31.Mär	07.Apr	0,06	0,10	
		07.Apr	14.Apr	0,08	0,09	
		14.Apr	21.Apr	0,38	0,27	
		21.Apr	28.Apr	0,19	0,16	
		28.Apr	05.Mai	0,23	0,18	
		05.Mai	12.Mai	0,33	0,31	
Phase II		12.Mai	19.Mai	0,52	0,31	35,80%
		19.Mai	26.Mai	0,57	0,69	
		26.Mai	02.Jun	0,61	0,79	
		02.Jun	09.Jun	1,99	2,68	
		09.Jun	16.Jun	2,44	3,63	
		16.Jun	23.Jun	5,27	4,91	
		23.Jun	30.Jun	6,89	4,18	
		30.Jun	07.Jul	5,99	4,41	
Phase III		07.Jul	14.Jul	6,89	2,30	36,25%
		14.Jul	21.Jul	5,23	1,72	
		21.Jul	24.Jul	10,28	1,49	

		Tiefe		1840 m		FPC am POC (%)
		Fangintervall		Summe FPC "intakte" (mg m ⁻² d ⁻¹)	Summe FPC "fragmentierte" (mg m ⁻² d ⁻¹)	
		von	bis			
Phase I		17.Mär	24.Mär	0,88	0,02	23,43%
		24.Mär	31.Mär	1,15	0,30	
		31.Mär	07.Apr	0,20	0,04	
		07.Apr	14.Apr	0,74	0,42	
		14.Apr	21.Apr	0,80	0,42	
		21.Apr	28.Apr	1,12	0,45	
		28.Apr	05.Mai	0,85	0,52	
		05.Mai	12.Mai	1,13	1,06	
Phase II		12.Mai	19.Mai	0,86	0,85	34,62%
		19.Mai	26.Mai	1,47	1,37	
		26.Mai	02.Jun	1,36	1,79	
		02.Jun	09.Jun	2,51	3,13	
		09.Jun	16.Jun	3,40	5,16	
		16.Jun	23.Jun	4,90	1,82	
		23.Jun	30.Jun	5,81	3,55	
		30.Jun	07.Jul	8,08	5,11	
Phase III		07.Jul	14.Jul	5,45	2,50	33,82%
		14.Jul	21.Jul	5,97	1,89	
		21.Jul	24.Jul	9,42	1,29	

Danksagung

Für die Vergabe, die Betreuung und das stete Interesse am Fortgang dieser Dissertation sowie für die Unterstützung bei der jährlichen Verlängerung meines Stipendiums danke ich Herrn Prof. Dr. B. v. Bodungen.

Mein besonderer Dank geht an Frau Ilka Peeken, die trotz eigener Belastung durch ihre Promotionsschrift jederzeit für Gespräche und Diskussionen zur Verfügung stand und mit konstruktiver Kritik zum Gelingen dieser Arbeit beitrug.

Herrn Dr. U. Bathmann danke ich für seine zahlreichen Anregungen und Hinweise bei der Entstehung dieser Arbeit.

Ein ebenso herzliches Dankeschön möchte ich an dieser Stelle an K. Arndt, W. Queisser, V. Breier, H. Fohrmann, M. Schumann und Dr. Bernd Haupt für die kritische Durchsicht des Manuskripts richten.

Herr Dr. Ch. Samtleben und Herr W. Reimann sowie Mitarbeiter unterstützten mich bei den Arbeiten am Rasterelektronenmikroskop.

Frau U. Schuldt danke ich an dieser Stelle für die unbürokratisch schnelle Abwicklung der fotografischen Arbeiten.

Für die freundliche Aufnahme sowie der Bereitstellung von Schiffszeiten und Laborräumlichkeiten bei meinem Gastaufenthalt am Norwegian College of Fishery Science Universität Tromsø danke ich Herrn Dr. K. Tande und allen dortigen Institutsmitarbeitern.

Die Bearbeitung der Sinkstofffallenproben übernahm Frau M. Krumbholz. Frau U. Hinrichsen danke ich für das Aussortieren und Auszählen der Kotballen.

In diesem Zusammenhang möchte ich mich bei meinen Kolleginnen und Kollegen im SFB 313 für die angenehme Arbeitsatmosphäre und die vielfältigen Anregungen bedanken.

Den Besatzungen der Forschungsschiffe „Meteor“, „Valdivia“ und „Poseidon“ danke ich für die stete Hilfsbereitschaft bei der Probenahme und für die Freundlichkeit während der Expeditionen, die wesentlich zum angenehmen Arbeitsklima an Bord beitrug.

Last not least bedanke ich mich beim **CNPq** (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasilien) für die finanzielle Förderung mit einem Promotionsstipendium.